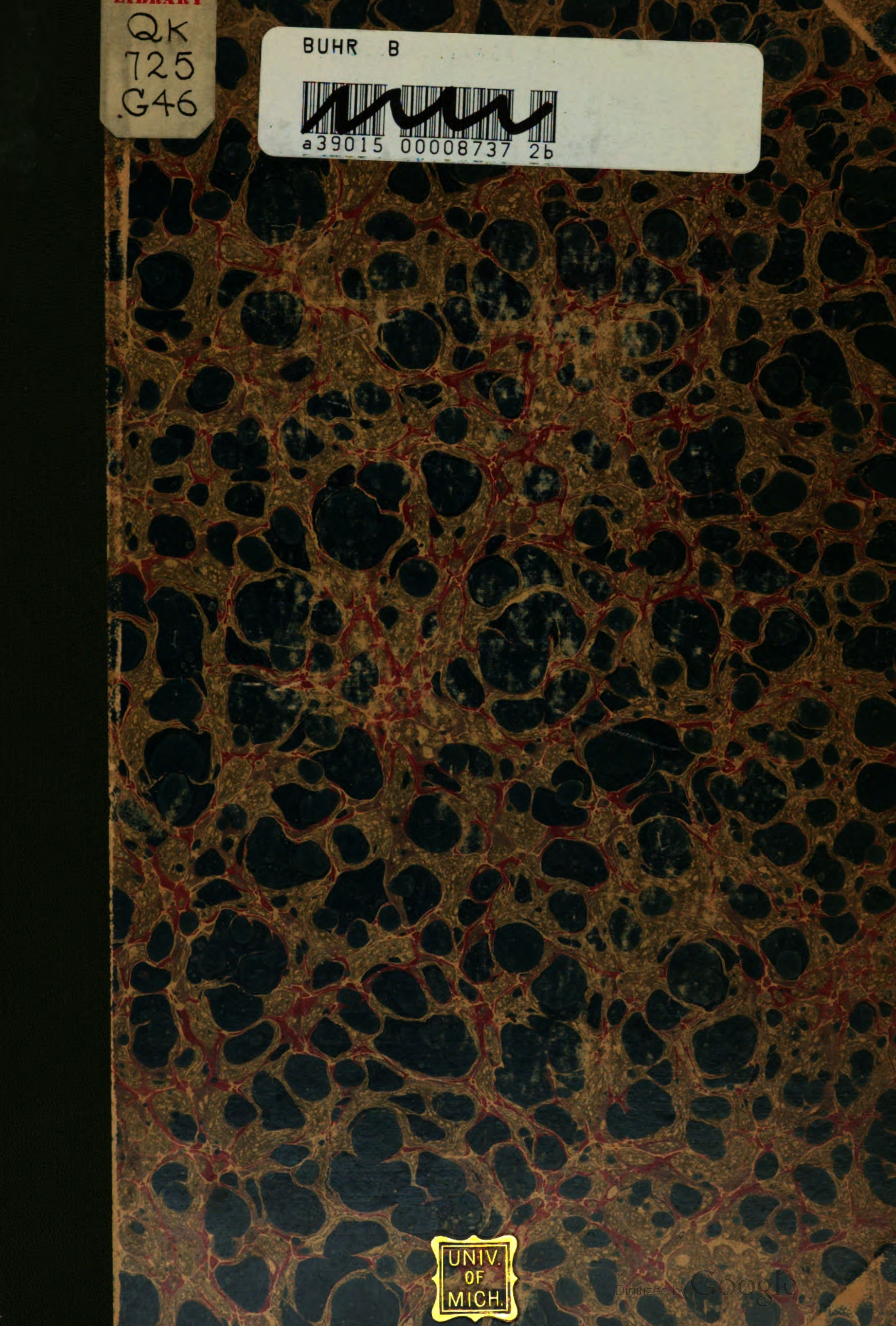
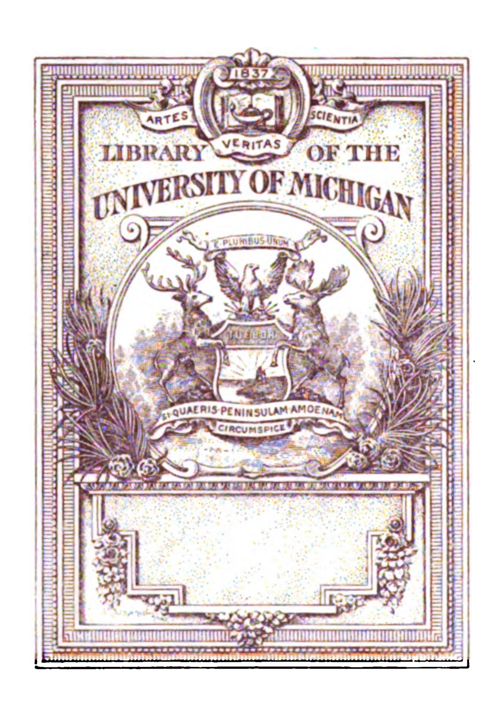
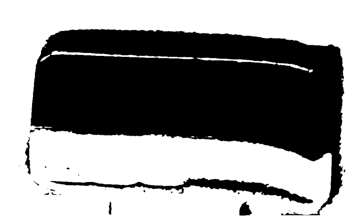


QK
725
.G46
BUHR B
a39015 00008737 2b
UNIV.
OF
MICH.


1837
ARTES
SCIENTIA
VERITAS
LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
E PLURIBUS UNUM
TUEBOR
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE



Studien

über die

Zellteilung im Pflanzenreiche.

Ein Beitrag

zur

Entwicklungsmechanik vegetabilischer Gewebe

von

Friedrich Georg

Dr. K. Giesenhagen,

Professor der Botanik in München.

Mit 13 Textfiguren und 1 lithographierten Doppeltafel.

STUTTGART.
FR. GRUB, VERLAG
1905.

Druck von Carl Grüninger, K. Hofbuchdruckerei Zu Gutenberg (Klett & Hartmann), Stuttgart.

Vorwort.

Indem ich die vorliegenden Studien über die Zellteilung den Fachgenossen darbiete, bin ich mir sehr wohl bewußt, daß in denselben Tatsächliches sehr stark mit Hypothetischem gemischt ist und daß ich mit dem Vorwurf zu rechnen haben werde, eine weit ausschauende Theorie auf unzureichendem Beobachtungsmaterial aufgebaut zu haben. Ich gestehe gerne, daß mich aus dieser Erwägung heraus mehrfach die Lust angewandelt hat, mein Manuskript dauernd in den Schreibtisch zu vergraben. Schließlich aber hat mich die Stärke der gewonnenen Überzeugung doch zur Publikation veranlaßt und die Erwägung, daß die aufgedeckten Tatsachen immerhin, auch wenn die darauf aufgebaute Theorie nicht Anklang findet, von genereller Bedeutung für die Behandlung des Problems bleiben müssen. Es ist wohl möglich, daß man den ganzen Ideengang von vornherein ablehnt, denkbar ist aber auch, daß die Cytologen ihr Interesse, welches bisher vorwiegend auf die Vorgänge in der einen sich teilenden Zelle gerichtet war, mehr den Beziehungen zwischen den aufeinanderfolgenden Zellgenerationen zuwenden und daraus Material für oder gegen die Annahme einer Polarität des ruhenden Kernes gewinnen. Sicher werden in den Kreisen der Cytologen öfters Beobachtungen gemacht worden sein, welche auf eine nachträgliche Aufrichtung einer schiefliegenden Kernfigur im Sinne der Aufsuchung einer Gleichgewichtslage durch die Tochterzellplasmen schließen lassen, denn diese Erscheinung muß weit verbreitet sein, man hat sie aber wohl als belanglos für die gerade schwebenden Fragen nicht weiter verfolgt. Vielleicht bietet meine Arbeit den Anlaß zur Mitteilung derartiger Beobachtungen, gleichviel ob sie für oder gegen die Theorie zu deuten sind,

die ich über das Zustandekommen der normalen Lage der Teilungswand in den sich teilenden Pflanzenzellen aufgestellt habe. Auch damit wäre ein Gewinn erzielt in jedem Fall, schon insofern dadurch der Geltungsbezirk der Hypothese bestimmt werden kann. Nichts liegt mir ferner als die Annahme, daß jede Formgestaltung in letzter Linie auf das Verhalten der Zellkerne und die davon abhängige Wandbildung zurückzuführen sei, dagegen sprechen ja schon die spezifischen Gestalten, welche die Zoogloeen der Myxobakterien oder die Myxomycetensporangien annehmen, und mehr noch die bestimmte Morphogenese so zahlreicher Tierkörper, denen die starre Wand der Zelle fehlt. Aber wenn es gelingt, auch nur in einem einzigen Falle eine Polarität des Zellkerns und die daraus resultierende Wandstellung sicher als ein Moment der Formbildung nachzuweisen, so wäre damit ein Einblick in die Mechanik des Werdeganges für viele Fälle gegeben.

München, 24. Dezember 1904.

Giesenhagen.

I.

Über die Gestalt und Anordnung der Teilungswände in dem wachsenden Gewebe der Pflanzen existiert eine sehr umfangreiche Literatur. Nachdem bei der Suche nach der Scheitelzelle in den Meristemen der Pflanzen und bei vielen anderen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen im zweiten Drittel des vorigen Jahrhunderts zahllose Zellnetze studiert und auf die Entstehungsfolge und Anordnung der Teilungswände untersucht waren, versuchte wohl als Erster Hofmeister, aus den aufgedeckten Tatsachen ein allgemeines Gesetz abzuleiten. In seiner Arbeit[1]: Zusätze und Berichtigungen zu den 1851 veröffentlichten Untersuchungen der Entwicklung höherer Kryptogamen führt Hofmeister aus: „Das Wachstum keiner Zelle nach einer bestimmten Richtung überschreitet eine gewisse, meist sehr eng bemessene Grenze, ohne daß eine Scheidewandbildung in der Zelle erfolgte. Die Stellung der neu entstehenden Scheidewand ist durch das vorausgegangene Wachstum der Zelle genau bestimmt: die teilende Wand steht ausnahmslos senkrecht zur Richtung des stärksten vorausgegangenen Wachstums der Zelle. Wohlgemerkt, nicht senkrecht zum größten Durchmesser der Zelle, der mit der Richtung des stärksten Wachstums nicht zusammen zu fallen braucht, und in sehr vielen Fällen in der Tat auch nicht mit ihr zusammenfällt." — Diesen Gedanken hat Hofmeister dann auch in seiner „Lehre von der Pflanzenzelle"[2] der Erklärung des Verhältnisses der Zellenbildung zum Wachstum der Pflanzen und Pflanzenorgane zugrunde gelegt.

Sachs, der in mehreren Abhandlungen eingehende Untersuchungen über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzenteilen veröffentlichte[3], weist Hofmeisters Erklärungsversuch zurück und glaubt die allgemeinste Beziehung zwischen der neuen Wand und der Wand der Mutterzellen

[1] Pringsh. Jahrb. Bd. III. 1863. p. 259.

[2] Handbuch der physiologischen Botanik. I. Bd. Leipzig 1867.

[3] Gesammelte Abhandlungen. Leipzig 1893. XXXIX und XL.

darin zu erkennen, daß die neue Wand stets unter rechtem Winkel an die Wand der Mutterzelle ansetzt. Dieses Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung der Zellwände ist zunächst nur als ein prägnanter Ausdruck für die in der großen Mehrzahl der Fälle vorliegenden tatsächlichen Verhältnisse anzusehen, das über die ursächliche Bedingung des Zustandekommens dieser Verhältnisse nichts aussagt. Sachs sagt hierüber: „Diese rechtwinkelige Schneidung der Teilungsebenen unter sich und mit dem jeweiligen Umfang der sich teilenden Zellen kann nicht als etwas Zufälliges betrachtet werden; vielmehr darf man annehmen, daß sie in dem Wesen der Zellteilung, in der Mechanik der Zellbildung tief begründet ist.“ Sachs übersah dabei nicht, daß das Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung im Pflanzenreich keine uneingeschränkte Geltung hat. Schon bei der Diskussion des einfachsten Falles, daß ein zylindrischer, aus einer einfachen Zellreihe bestehender Zellfaden die Zahl seiner Zellen durch neuauftretende Querwände vermehrt, konstatiert er als Ausnahme das Auftreten schiefstehender Querwände in den Wurzelfäden der Laubmoose sowie der Characeen.

Der Versuch, eine ursächliche Erklärung der Gesetzmäßigkeit auf mechanischer Grundlage zu geben, wurde ziemlich gleichzeitig von Berthold[1] und Errera[2] unternommen. Beide Forscher kommen bei ihren Erwägungen zu der Hypothese, daß die bei der Zellteilung auftretende, junge Teilungswand in der Regel eine solche Form und Anordnung zeigt, als ob ihre Bildung von den gleichen Molekularkräften beherrscht sei, welche die Gestalt und Stellung von gewichtslosen Flüssigkeitslamellen in Schaumstrukturen beherrschen. Die Gesetze, welche die Anordnung und Gestalt derartiger Flüssigkeitslamellen bedingen, sind von den Physikern besonders von Plateau und seinen Schülern in aller erwünschten Klarheit abgeleitet und formuliert worden, und es zeigt sich in der Tat, daß die Anordnung der Zellwände in jugendlichen Pflanzengeweben in zahlreichen Fällen diesen Gesetzen entspricht, besonders auch, daß das Sachs'sche Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung nur einen Spezialfall der nach dem Plateau'schen Gesetze zu fordernden Stellung der Lamellen darstellt.

Der Nachweis der Analogie, welche zwischen der Anordnung und Gestalt der neuen Teilungswände der Pflanzenzellen einerseits und den in Hohlräumen von gleicher Körperform erzeugten Flüssigkeitslamellen

[1] Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

[2] Berichte der deutschen botan. Gesellsch. 1886. p. 441. Ferner Errera, Über Zellformen und Seifenblasen. Bot. Zentralbl. 1888 p. 395; dort auch die Angaben über die Publikation der Arbeit in französischer Sprache.

anderseits besteht, legt nun wohl den Gedanken nahe, daß die gleiche Wirkung auch auf die Wirksamkeit gleicher Molekularkräfte zurückzuführen sei. Aber die Verhältnisse, unter denen die neue Zellwand in der sich teilenden Pflanzenzelle ihre Stellung einnimmt, sind so wesentlich andere als diejenigen, welche bei der Erzeugung von Seifenwasserlamellen in Glasröhren oder -würfeln obwalten, daß eine direkte Übertragung der aus den letzteren Vorgängen abgeleiteten molekularphysikalischen Anschauungen auf die ersteren große Schwierigkeiten bietet. Errera macht sich die Sache verhältnismäßig leicht. Er nimmt an, daß die junge Zellwand in statu nascendi flüssig oder doch halbflüssig sei und daß die mehr oder minder flüssige Umgebung, deren Dichtigkeit der ihrigen sehr nahe steht, nach dem archimedischen Satze die Wirkung der Schwere noch verringere. Sie müsse daher im Augenblick ihrer Bildung das Bestreben zeigen, diejenige Form anzunehmen, welche eine gewichtslose Flüssigkeit unter denselben Bedingungen annehmen würde.

Weit vorsichtiger drückt sich Berthold aus. Er läßt die Lage der neuen Zellwand bedingt sein durch die Symmetrieverhältnisse, welche im Protoplasma der sich teilenden Zelle vorhanden sind oder allmählich während des Teilungsvorganges auftreten. Das ursprünglich einheitliche System des plasmatischen Emulsionstropfens wird in zwei neue Systeme zerlegt, welche sich in den vorhandenen Raum des Zellinnern zu teilen haben. Unter den Faktoren, welche die Verteilung der beiden Systeme auf diesen Raum bestimmen, spielen die aus der äußeren Zellform sich ergebenden eine wesentliche Rolle und bewirken, daß die Grenzfläche zwischen den beiden Systemen, noch bevor es zur wirklichen Zellteilung kommt, diejenige Lage annimmt, die der Lage einer im gleichgeformten Hohlraum angebrachten Flüssigkeitslamelle entsprechen würde, d. h. daß „die neue Symmetrieebene, und damit auch die gesamte Oberfläche der beiden neuen Zellen, nach Lage und Form zu einer Fläche minimae areae wird.“

Indem Berthold neben den durch die äußere Zellform bedingten Faktoren noch andere wirksame Einflüsse anerkennt, schließt er von seinem Erklärungsversuch alle diejenigen Fälle aus, in denen wie bei den Cambiumzellen oder in den Rhizoiden der Charen und Moose die neue Teilungswand in der Tat nicht die kleinste mögliche Teilungsebene darstellte. Er meint nur, daß in solchen Fällen „die aus der äußeren Körperform sich ableitenden Einflüsse wohl oft mehr oder weniger in ihrer Bedeutung zurückgedrängt werden können, daß sie aber doch in der Regel keineswegs ganz unwirksam werden.“

Die Anschauungen Erreras und Bertholds haben durch Zimmermann eine Kritik erfahren. In seinen Beiträgen zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle[1] weist dieser Forscher zunächst darauf hin, daß für die Annahme Erreras, es sei die junge Zellwand in Bezug auf ihre Konsistenz und die Verschiebbarkeit ihrer Teile einer Flüssigkeitslamelle vergleichbar, keinerlei Anhaltspunkte gegeben sind. Aus dem Verhalten der entstehenden Querwände bei Spirogyra und Cladophora, wo die junge Teilungswand bekanntlich zuerst als ein der Außenwand angesetztes Diaphragma auftritt, das sich zentripetal bis zum Verschluß der Mittelöffnung verbreitert, sucht er nachzuweisen, daß die Verhältnisse der Oberflächenspannung, auf welche die Stellungs- und Formbildungsprozesse bei den Flüssigkeitslamellen zurückzuführen sind, bei den Zellwänden nicht vorhanden seien. Eine solche Diaphragmabildung ist für eine Flüssigkeitslamelle unmöglich, es sei denn, daß am innern Rande des Ringes ebenso wie außen ein starres Widerlager dem Bestreben der in der Mitte durchlöcherten Membran das Loch zu vergrößern entgegenwirkt. Von einem solchen Widerlager ist indes nichts zu sehen, und daß auch das mit der ringförmigen Querwand in Berührung stehende Protoplasma nicht durch Zug oder Druck die nach Erreras Annahme halbflüssige Membran in ihrer unmöglichen Lage verharren läßt, beweist Zimmermann durch die Plasmolyse, bei welcher nach Zurückweichen des Protoplasten das Diaphragma der im Entstehen begriffenen Querwand erhalten bleibt. Auch die von Treub[2] beobachtete und beschriebene succedane Querwandbildung in Pflanzenzellen, bei welcher die neugebildete Wand an der einen Seite der Zelle sich ansetzend allmählich quer durch die Zelle bis zur gegenüberliegenden Wand im Wachstum fortschreitet, führt Zimmermann als gegen die Ansicht Erreras sprechend an. Ferner weist er mit Nachdruck darauf hin, daß die neue Zellwand in den meisten Fällen in einer ganz bestimmten Orientierung zu der Kernteilungsfigur angelegt wird. Die Richtung der bei der Zellteilung auftretenden Wand läßt sich schon lange vor ihrer Entstehung als Lamelle vorausbestimmen aus der Orientierung der Kernfigur. Die in ihr vorhandenen Spannungsverhältnisse können also auch nicht als mechanische Ursache ihrer Stellung in der Mutterzelle herangezogen werden.

Den Anschauungen Bertholds gegenüber hebt Zimmermann hervor, daß dieselben nur eine aus den Erfahrungstatsachen abgeleitete Regel darstellen, nicht aber eine mechanische Erklärung, denn wenn Berthold

[1] Tübingen 1891. Heft II. p. 159 f.

[2] Quelques recherches sur le rôle du noyau dans la division des cellules végétales. Amsterdam 1878.

ausdrücklich hervorhebt, daß die junge Wand keine flüssige Lamelle ist, so können auch nicht die in Flüssigkeitslamellen herrschenden Spannungen zur molekularphysikalischen Erklärung der Stellung und Form dieser Wände herangezogen werden. Das Resultat seiner kritischen Erörterungen faßt Zimmermann in dem Satz zusammen: „Die neugebildete Membran steht zwar dem Sachs'schen Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung entsprechend meist senkrecht auf der Membran der Mutterzelle, sie ist ferner dem Berthold-Errera'schen Prinzip entsprechend noch häufiger eine Fläche minimae areae, aber es kommen zahlreiche Ausnahmefälle von beiden Prinzipien vor. Auch das Prinzip der kleinsten Flächen ist zur Zeit einer mechanischen Begründung gänzlich unzugänglich und kann somit nur als eine aus den Erfahrungstatsachen abgeleitete für die Mehrzahl der Fälle gültige Regel angesehen werden."

Auf Veranlassung und unter Anleitung von Errera hat später De Wildeman das Problem aufs neue in Angriff genommen. Seine ausführliche Arbeit[1] bringt eine Entgegnung auf die von Zimmermann erhobenen Einwände und eine Reihe von Detailstudien, die nach der vermeintlichen Zurückweisung der gemachten Einwürfe alle der Untersuchung unterworfenen Einzelfälle auf das Errera'sche Prinzip zurückführen. Von größter Bedeutung für den Wert dieser Arbeit sind offenbar die Bemerkungen und Beobachtungen, durch welche der Autor die Anschauung Erreras, daß die neue Membran mit einer Flüssigkeitslamelle verglichen werden könne, gegen Zimmermanns Kritik zu retten sucht. Nur wenn dieser Versuch gelungen ist, darf man in den Einzelstudien einen Beweis dafür erblicken, daß die Form und Stellung der Zellwände durch die Anwendung der die Gleichgewichtslage gewichtsloser Flüssigkeitslamellen beherrschenden molekularphysikalischen Gesetze wirklich ursächlich erklärt sei, — daß die gleichen Kräfte, welche die Anordnung der Wände in Schaumstrukturen beherrschen, auch bei der Anordnung der Teilungswände in Zellen wirksam sind. Es ist deshalb nötig, hier die Erwägungen De Wildemans gegenüber den Zimmermann'schen Bedenken etwas eingehender zu prüfen.

Zimmermann hatte aus der diaphragmenartigen Gestalt der Querwand bei Spirogyra und anderen Algen geschlossen, daß diese Wand bei ihrer Anlage nicht von liquider Beschaffenheit sein könne, denn eine Flüssigkeitsmembran, welche in ihrer Mitte ein Loch besitze, habe infolge der Oberflächenspannung die Tendenz, das Loch zu vergrößern, nicht dasselbe zu schließen. De Wildeman begegnet diesem

[1] De Wildeman, Etudes sur l'attache des cloisons cellulaires. Brüssel 1893.

Einwurf durch einen Hinweis auf einen von Van der Mensbrugghe angestellten Versuch. Wenn man auf eine in einem Metallring ausgespannte Seifenwasserlamelle einen zur Schlinge verknoteten Seidenfaden legt und die Lamelle innerhalb der Schlinge zerstört, so zieht sich der außerhalb der Schlinge befindliche Teil der Lamelle zu einem Diaphragma zusammen, dessen kreisförmiges Foramen von dem Seidenfaden umgrenzt wird. Richtet man den Knoten so ein, daß man durch allmähliches Anziehen der Fadenenden die Schlinge verkleinern kann, so kann man die diaphragmenartige Seifenwasserlamelle allmählich wieder zur Kreisfläche zusammenziehen. Auch zum Vergleich mit den von Zimmermann ebenfalls angeführten succedan gebildeten Zellwänden weiß De Wildeman eine Versuchsanordnung zu finden. Er legt auf eine in einem rechteckigen Metallrahmen ausgespannte Seifenwasserlamelle zwei Seidenfäden, welche an einem Ende je an einer von zwei benachbarten Ecken des Rahmens befestigt sind, mit den anderen Enden aber durch einen Knoten unter sich zur Schlinge vereinigt sind. Durch Zerstörung des von den Fäden umspannten Teiles der Seifenwasserlamelle wird der außerhalb der Schlinge gelegene Teil infolge der Oberflächenspannung so zusammengezogen, daß nur ein Teil des Metallrahmens von der Lamelle ausgefüllt wird, wobei die zu einer regelmäßigen Kurve ausgebreitete Seidenschlinge die Begrenzung der Lamelle gegen den freien Teil des Rahmenfeldes bildet. Durch Zusammenziehen der Schlinge läßt sich auch hier die Membranlamelle zur ursprünglichen rechteckigen Fläche wieder ausdehnen.

Es ist klar, daß diese Experimente als eine Widerlegung der von Zimmermann gemachten Einwände nur dann angesehen werden könnten, wenn wir in den lebenden Zellen die besonderen Bedingungen, unter denen die Flüssigkeitslamellen in dem Versuch die Diaphragmenform annehmen, gleichfalls vorfinden, oder wenigstens plausibel machen können, daß sie sich finden könnten. Davon kann nun aber keine Rede sein und De Wildeman macht nicht einmal den Versuch, eine solche Annahme zu stützen. Der feste Saum, der das Flüssigkeitshäutchen gegen das Foramen hin begrenzt, müßte doch in der Spirogyrazelle bei der Plasmolyse sichtbar werden. Es ist aber das Gegenteil der Fall. Die das Foramen begrenzenden Teile der Querwandanlage sind gerade am zartesten. Ein solcher fester Saum müßte, wenn er wirklich vorhanden wäre, bei dem allmählichen Verschluß des Foramen durch die werdende Querwand sich mehr und mehr zusammenziehen und endlich zum Punkt zusammenschrumpfen. Davon ist in der Spirogyrazelle nichts zu beobachten. Er dürfte in keinem Moment eine Unterbrechung er-

fahren, ohne daß zugleich die entstehende Wand infolge ihrer Oberflächenspannung sich von ihm zurückzöge. Wie kann man sich aber unter solchen Umständen die Entstehung der Membranperforationen für die Plasmaverbindungen vorstellen? Und endlich, wenn man gegen alle diese Einwände die Ansicht von der von Errera postulierten Beschaffenheit halten wollte und annehmen wollte, daß der der Seidenfadenschlinge entsprechende feste Ring nicht optisch wahrnehmbar sei, müßte man dann nicht annehmen, daß bei der allerersten Anlage der Querwand in der Spirogyrazelle nur dieser feste Ring gebildet wird? Für jede vor seinem Auftreten anzunehmende flüssige Ringschicht würden ja die molekularphysikalischen Existenzbedingungen fehlen. Dann aber, d. h. wenn der nicht flüssige Ring als erste Anlage auftritt und zwar in derjenigen Stellung auftritt, die der später zu bildenden Flüssigkeitslamelle zukommt, so kann doch unmöglich die Oberflächenspannung in dieser Lamelle als die ursächliche Bedingung angesehen werden für die Stellung und Form, die durch das erste Auftreten des festen Ringes bereits fixiert ist. Für die Vergleichung des zweiten Experimentes mit den Verhältnissen der succedanen Zellwandbildungen gelten die gleichen Erwägungen, ja die wirklich vorliegenden Verhältnisse gestatten dort noch weniger den Vergleich mit dem Experiment. Vor allen Dingen entspricht nach Treubs Beschreibung der vordere wachsende Rand der Zellplatte nicht der Forderung, daß sie wie im Experiment von einem Bogen begrenzt sei, dessen Konkavität gegen den noch zu schließenden Teil der Abgrenzungsfläche der beiden Tochterzellen gerichtet wäre. Es ist wohl aus dem Sichbewußtsein der Schwäche seiner Argumente zu erklären, wenn De Wildeman zur Erklärung des Vorkommens ringförmiger Querwandanlagen noch eine weitere Hypothese heranzieht. Er meint, es könne die Erstarrung des ursprünglich flüssigen oder halbflüssigen Membranringes sehr schnell, fast augenblicklich nach der Anlage erfolgen, und nur auf den Moment der Anlage käme es an, um die auf die Flüssigkeitslamelle bezüglichen Gesetze ohne weiteres auf die Zellwandbildung übertragen zu können. Wie steht es aber dann in allen denjenigen außerordentlich häufigen Fällen, in denen die Wandlamelle ohne Verbindung mit der Mutterzellwand angelegt wird? Muß nicht, wenn dort die definitive Stellung der Wand von den Oberflächenspannungen in derselben abhängig sein soll, bereits die starrgewordene Fläche der Einnahme der gesetzmäßigen Lage und Flächenkrümmung entgegenwirken, welche doch nur erst durch den im Zusammenhang mit der starren Mutterzellwand erfolgenden Spannungsausgleich erreicht werden kann?

Es bleibt also auch gegen De Wildemans Erörterungen der Einwand in voller Geltung, daß die Cellulosemembran, welche die sich teilende Pflanzenzelle durchsetzt, nicht mit einer Flüssigkeitslamelle verglichen werden darf, und daß die Oberflächenspannung in der sich bildenden Membran nicht als die molekularphysikalische Ursache für das Zustandekommen der Stellung und Oberflächenkrümmung dieser Membran angesehen werden darf.

Unter diesen Umständen ist die Beleuchtung der speziellen Fälle, welche De Wildeman in seiner Arbeit gebracht hat, nichts anderes als ein neuer Beitrag zur Konstatierung der von Zimmermann nicht angezweifelten Regel, daß die Teilungswände in Pflanzenzellen sich in zahlreichen Fällen so anordnen, daß sie dem für Flüssigkeitslamellen von den Physikern gefundenen Prinzip kleinster Flächen entsprechen. Betrachten wir die Arbeit De Wildemans unter diesem Gesichtspunkt, so müssen wir ihr eine gewisse prinzipielle Bedeutung beimessen, die in einer Erweiterung und Ausgestaltung der von Errera und Berthold gegebenen Sätze beruht. Vor allen Dingen ist von Wichtigkeit, daß die Fassung, welche De Wildeman der aus der Beobachtung abgeleiteten Regel gibt, auch eine große Zahl derjenigen Fälle einschließt, die Berthold als Ausnahmen von der Regel ansah. Nach Bertholds Formulierung werden die Zellwände in der Regel so angelegt, daß sie nach Stellung und Krümmung in dem Hohlraum der Mutterzelle ein Fläche minimae areae darstellen. Die langen, engen Cambiumzellen, die Randzellen von Taonia fügen sich, wie Berthold selber angibt, seiner Regel nicht, weil in ihnen statt der nach dem Prinzip zu erwartenden Querwand eine Längswand entsteht. Ebenso teilen sich die Markzellen, die Zellen des Mesophylls junger Blätter oft nur quer, obwohl sie breiter als hoch sind. De Wildeman weist nun darauf hin, daß Flüssigkeitslamellen in Hohlräumen mit starren Wänden sich nach den Plateau'schen Untersuchungen dann in Gleichgewichtslage befinden, wenn ihre Fläche ein relatives Minimum darstellt. Dieser Forderung entsprechen aber, wie De Wildeman zeigt, auch die Längswände der Cambiumzellen, indem sie sich ringsum rechtwinkelig an die starrgedachte Mutterzellwand ansetzen. Wir können also nun die aus der Beobachtung abgeleitete Regel mit De Wildeman etwa folgenderweise formulieren: Die junge Zellwand in sich teilenden Pflanzenzellen nimmt in der großen Mehrzahl der Fälle eine solche Form und Stellung an, daß sie eine relativ kleinste Fläche (une surface minimum relative) darstellt. Sie entspricht damit den Gesetzen, welche für die Gleichgewichtslage von Flüssigkeitslamellen in Hohlräumen mit starren Wänden gelten und welche bei

diesen durch die Oberflächenspannung dieser Membranen erklärt werden können.

Daß die gleiche molekularphysikalische Erklärungsweise für die Form und Stellung der Zellenmembranen nicht zulässig sein kann, geht, wie oben gezeigt wurde, klar hervor aus dem Fehlen der Vorbedingungen für das Zustandekommen der Oberflächenspannung in der sich bildenden Membran. Wäre sie aber zulässig, so würde sie doch nur einen Teil des Problems, vielleicht den kleineren erledigen. Denn gerade die Erweiterung, die wir mit De Wildeman an der empirisch gefundenen Regel vorzunehmen hatten, beweist, daß es mehrere Gleichgewichtslagen für die neue Wand im Innern der Mutterzelle gibt. Welche von diesen möglichen Lagen die neue Wand einnimmt, läßt sich aus den für die Flüssigkeitslamellen geltenden Gesetzen nicht ableiten. Und doch ist das eine sehr wesentliche Frage, die gewiß nicht auf Zufälligkeit beruht. Vergegenwärtigen wir uns z. B. die Verhältnisse in einer dreiseitigen (tetraedrischen) Scheitelzelle etwa eines Farnstammes. Die Gleichgewichtslage, die der neuzubildenden Membran zukommt, ist parallel zu einer der Wände dieser Zelle, — welche von den Wänden, das ist, wenn wir nur die für Flüssigkeitslamellen geltenden molekularphysikalischen Bedingungen ins Auge fassen, in dem regelmäßigen Zellhohlraum völlig gleich. Und doch sehen wir, daß in Wirklichkeit die Reihenfolge der Wandbildung in einer solchen Scheitelzelle durchaus gesetzmäßig in gleichem Sinne rings um die Zelle fortschreitet. Ferner gibt die Beziehung auf die Gesetzmäßigkeit, welche die Flüssigkeitslamellen beherrscht, keinen Anhalt dafür, warum in den meisten Fällen die auftretende Lamelle die Mutterzelle in ungefähr gleiche Teile zerlegt, warum in vielen Fällen die Teilung eine ungleiche ist. Und endlich ist doch auch zu betonen, daß selbst die erweiterte Regel noch nicht alle Fälle einschließt. Die schiefen Wände in den Rhizoiden der Moose und Charen und anderswo sind keine Flächen minimae areae und entsprechen keineswegs der Gleichgewichtslage, die eine Flüssigkeitslamelle unter gleichen Bedingungen annehmen würde.

Schon diese Fälle allein beweisen, daß eine ursächliche Erklärung für die Form- und Stellungsverhältnisse der Teilungswände in Pflanzenzellen nicht allein in einfachen, rein mechanischen Beziehungen der Massen gefunden werden kann. Anderseits aber beweist auch die überaus große Mehrzahl der dem Prinzip der Gleichgewichtslage von Flüssigkeitslamellen entsprechenden Fälle, daß eine solche rein mechanische Beziehung bei dem Zellteilungsvorgang eine hervorragende Rolle spielen muß. Es scheint mir, daß Berthold der richtigen ursächlichen Er-



klärung nahe war, daß er aber verführt durch die Übersichtlichkeit der Plateau'schen Deduktionen und durch die überaus große Zahl von Beobachtungsfällen, die in den von Plateau für Flüssigkeitslamellen gefundenen Gesetzen ihren exakten Ausdruck finden, auf einen unrichtigen Weg geriet. Hätte er, statt von der Verwendbarkeit der Plateau'schen Gesetze auszugehen, den Satz als den Ausgangspunkt seiner Erörterungen gewählt, den er zur Einschränkung der theoretischen Beobachtungen am Ende seiner Ausführungen bringt, so würde er wohl zu einer andern Formulierung des molekularphysikalischen Problems gekommen sein. Für Plateau lautete die Frage: Gegeben ist ein bestimmt geformter Hohlraum mit starren Wänden und eine in demselben ausgespannte gewichtslose Flüssigkeitslamelle; in welcher Form und Lage befindet sich die Flüssigkeitslamelle im Gleichgewicht? Wir haben von anderen Voraussetzungen auszugehen: Gegeben ist ein Hohlraum mit starren Wänden, und in demselben zwei sich innig berührende, den Hohlraum gänzlich erfüllende Flüssigkeitsmengen von gleicher Dichtigkeit, gleicher Adhäsion zur Wand des Hohlraums, in sich kohärent aber untereinander nicht zusammenhängend, d. h. sich nicht mischend. Welche Lage muß die Berührungsfläche der beiden Flüssigkeiten annehmen, damit sich das System im Gleichgewicht befinde?

Diese Formulierung des Problems bedarf zunächst wohl einer Motivierung. Daß die Wand der sich teilenden Zelle in Wirklichkeit nicht absolut starr ist, ist bekannt; ihrer Deformation durch innere Kräfte steht aber die Spannung durch den Turgor und in Geweben der Gegendruck der benachbarten Zellen entgegen. Eine Entspannung der Wand durch Wachstum und eine Störung des Gleichgewichtes zwischen dem Innendruck und dem Gegendruck der Nachbarzellen können sehr wohl eine Formänderung bedingen, und die Dehnbarkeit der Wand und die Verschiebbarkeit ihrer Teile spielen ja auch beim Wachstum der Zelle eine wichtige Rolle. Es ist aber sehr fraglich, ob im einzelnen Falle während des ganzen Zellteilungsvorganges überhaupt ein Wachstum der Zelle erfolgt, und jedenfalls können wir, wenn wir nur den sehr kurzen Zeitraum in Betracht ziehen, währenddessen die in der Mutterzelle entstehenden Tochterzellen ihre Gleichgewichtslage erreichen, die inzwischen mögliche Veränderung der Form der Mutterzelle durch Wachstum außer acht lassen. Daß wir das Protoplasma der jungen Zelle hinsichtlich der Verschiebbarkeit seiner Teile als Ganzes einer Flüssigkeitsmenge von gleicher durchschnittlicher Dichtigkeit vergleichen können, ist wohl nicht in Zweifel zu ziehen. Auch daß die Dichtigkeit und die Adhäsion zur Zellwand in den Tochterzellen im allgemeinen übereinstimmend sind, wird



kaum Zweifeln begegnen. Schwieriger scheint es dagegen, die Annahme zu begründen, daß in der sich teilenden Zelle die werdenden Tochterzellen mit sich nicht mischenden Flüssigkeitstropfen verglichen werden können. Indessen wird man darüber nicht hinaus können, daß die Tochterzellen in irgend einer Phase des Zellteilungsvorganges noch vor der Entstehung der Zellwand zwei irgendwie gegeneinander abgegrenzte Systeme bilden, sei es nun, daß ihre Massen von distinkten biologischen Zentren aus beeinflußt sind, sei es, daß die durch die Kernfigur zwischen die beiden Protoplasten eingeschobene Substanz ein Hindernis für die Vermischung der beiden Energiden bildet, und damit die Selbständigkeit beider Massen im physikalischen Sinne bedingt. Jedenfalls steht nichts der Annahme entgegen, daß an der Stelle, an welcher später die junge Zellwand auftritt, und an welcher also die Lösung des Verbandes zwischen den beiden Protoplasten wirklich erfolgt, schon vor dem Auftreten der Wand die Verschiebung der Flüssigkeitsteile gegeneinander leichter vor sich geht als im Innern der einzelnen Protoplasten selber, und auch damit schon wäre die in der Formulierung des Problems geforderte Bedingung gegeben.

Direkte Beobachtungen über eine der Zellwandbildung voraufgehende Trennung der Tochterzellen sind von Strasburger beschrieben und durch Figuren belegt worden. Er schreibt darüber[1]:

„Seinerzeit glaubte ich des weitern annehmen zu müssen, daß diese Hautschicht sich direkt in die neue Scheidewand verwandelt. So sah es in der Tat in optischer Durchschnittsansicht aus, wird jetzt aber durch die zarten Schnitte ausgeschlossen. Diese zeigen vielmehr ganz bestimmt, daß die aus der Zellplatte hervorgegangene Hautschicht sich spaltet, die abschließenden Hautschichten an der Teilungsstelle für die beiden Schwesterzellen schafft, eine Scheidewand aus Zellhautstoff sich aber in der Spaltungsfläche bildet."

Es liegt auf der Hand, daß das physikalische Problem, so wie wir es formuliert haben, eine exakte zahlenmäßige Behandlung gestattet. Ich will mich aber auf ein Raisonnement beschränken; ich habe oft gefunden, daß die rein formale Behandlung derartiger Probleme wohl recht gelehrt aussieht besonders für denjenigen, der nicht selber genügend mathematisch geschult ist, um der Entwicklung der Formeln im einzelnen folgen zu können, daß aber die rechnungsmäßige Behandlung nur scheinbar eine größere Exaktheit der Untersuchungsmethode einschließt. Die an-

[1] Strasburger, Die pflanzlichen Zellhäute, in Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botanik. XXXI. p. 514.

scheinend größere Exaktheit wird schon dadurch aufgehoben, daß die in der Natur gegebenen Formen doch nur in Ausnahmefällen den regelmäßigen Körpern entsprechen, die der Mathematiker seinen Rechnungen zugrunde legt. Ich überlasse es also dem Physiker, exakt nachzuweisen, daß in der Gleichgewichtslage des oben postulierten Flüssigkeitssystems die Regel der rechtwinkeligen Schneidung, die Regel der Fläche minimae areae, und die Regel der gleichmäßigen Krümmung der Begrenzungsfläche durch die Begrenzungsfläche der beiden Flüssigkeitsmassen erfüllt werden muß. Wir können auf diese zahlenmäßigen Berechnungen um so eher verzichten, als eine einfache Erwägung zeigt, daß die Plateauschen Berechnungen der Gleichgewichtslage der gewichtslosen Flüssigkeitslamelle ohne weiteres auf die Begrenzungsfläche der beiden Flüssigkeitsmassen übertragen werden können.

Offenbar ist in einem Flüssigkeitssystem, welches der obigen Formulierung entspricht, durch das Zusammenkommen der drei Bedingungen — Starrheit der Außenwände, lückenlose Ausfüllung des Hohlraums, gleiche Dichtigkeit der beiden Flüssigkeitsmassen — die Wirkung der Schwerkraft bei dem Zustandekommen der Gleichgewichtslage vollkommen ausgeschlossen. Die Adhäsion der Flüssigkeitsmassen an die Wand des Hohlraums ist die gleiche. Ein Einfluß dieser Kraft auf die Gleichgewichtslage, die sich bei ungleicher Adhäsion durch Meniskusbildung geltend machen würde, ist also ebenfalls ausgeschlossen. Es bleiben somit nur noch zwei Faktoren, nämlich die Kohäsion der Flüssigkeitsteilchen und die Körperform des Hohlraums, als bestimmend für die Gleichgewichtslage des Systems übrig. Die Kohäsion der Flüssigkeitsteilchen kommt in dem Bestreben der Flüssigkeitsmasse zum Ausdruck, ihre Teile möglichst gleichmäßig um den Mittelpunkt zu gruppieren, d. h. so anzuordnen, daß die Gesamtoberfläche eine Fläche minimae areae darstellt. Den experimentellen Beweis dafür liefert der fallende Regentropfen, oder noch besser, der im Falle erstarrende Bleitropfen bei der Herstellung von Jagdschrot. Die im Falle der deformierenden Wirkung der Schwerkraft entzogenen Tropfen nehmen Kugelform an, ihre Oberfläche wird zur Fläche minimae areae καῖ ἐξοχήν. Die Flüssigkeitsmassen in unserem Problem sind der deformierenden Wirkung der Schwerkraft, wie gezeigt, gleichfalls entzogen. Auch bei ihnen muß also die Kohäsion der Teilchen die Tendenz erzeugen, die Körperform so zu gestalten, daß ihre Oberfläche eine Fläche minimae areae ist. Nun wird aber eine Gestaltveränderung der Oberfläche der Flüssigkeitsmassen durch den Innendruck des Systems überall dort verhindert, wo die Oberfläche mit der starren Wandung des Hohlraumes in Berührung

steht. An den Berührungsflächen aber kommt die Oberflächenspannung zur Geltung. Freilich kann sie auch dort nicht bewirken, daß die Oberfläche sich unter teilweiser Ablösung von der starren Außenwand zu einer Kugelfläche rundet, denn in diesem Bestreben wirken die beiden Berührungsflächen in entgegengesetzter Richtung, und wenn es sich um eine Halbierungsteilung handelt, in gleicher Stärke. Und da der Innendruck des Systems der Entstehung leerer Räume in der Hohlform entgegenwirkt, so heben sich diese Wirkungen auf und die beiden Flüssigkeitsmassen bleiben in der ganzen Ausdehnung ihrer von der Wand des Hohlraums freien Oberfläche in Berührung miteinander. Selbstverständlich kann aber durch den vom Innendruck bedingten Zwang, der die freien Oberflächen der Flüssigkeitsmassen in inniger Berührung erhält, die Oberflächenspannung in den beiden Berührungsflächen nicht aufgehoben sein. Dieselbe wirkt vielmehr in ihnen in dieser Zwangslage in gleichem Sinne, und die Berührungsebene steht also ganz unter den gleichen Bedingungen, von denen die Gleichgewichtslage einer gewichtslosen Flüssigkeitslamelle beherrscht wird. Und damit ergibt sich die volle Berechtigung für uns, die von Plateau und seinen Schülern ausgeführten Berechnungen zur Bestimmung der Gleichgewichtslage gewichtsloser Flüssigkeitslamellen für unser Problem heranzuziehen. Aber wohl gemerkt, nicht die Oberflächenspannung in der einer Flüssigkeitslamelle entsprechenden jungen Zellwand, sondern die bei aufgehobener Schwerkraft in den beiden Flüssigkeitsmassen wirksame Kohäsion und zwar speziell die durch sie bedingte Oberflächenspannung der Berührungsflächen liefert die wirksamen Molekularkräfte, welche den Ort bestimmen, wo später die sich bildende Zellwand die Zellteilung vollendet.

Um die Erörterungen übersichtlicher zu gestalten, habe ich bisher absichtlich immer nur den Fall ins Auge gefaßt, daß zwei Flüssigkeitsmassen in einer Hohlform untergebracht sind, es bedarf nunmehr aber wohl keines besonderen Nachweises, daß die gleichen Erwägungen auch für den Fall zutreffend bleiben, wenn drei oder mehr Flüssigkeitsmassen nebeneinander gleichzeitig in Betracht kommen. Es läßt sich ganz allgemein sagen, daß in allen Fällen, in denen von Berthold, Errera und De Wildeman die Übereinstimmung der Zellwandanordnung mit der nach Plateaus Regeln zu konstatierenden Gleichgewichtslage einer Flüssigkeitsmembran nachgewiesen worden ist, die Oberflächenspannung, welche infolge der Kohäsion der Flüssigkeitsmassen in den Berührungsflächen besteht, die nächstwirkende molekularphysikalische Ursache der Zellwandanordnung bildet.

II.

Mit der Zurückführung der Zellwandanordnung in der sich teilenden Pflanzenzelle auf eine durch Molekularkräfte bedingte Gleichgewichtslage ist die Frage nach dem Zustandekommen der Wandstellung noch nicht erledigt. Wie schon früher erwähnt, läßt sich zeigen, daß im einzelnen Fall mehrere Gleichgewichtslagen vorhanden sind und daß in der Natur bisweilen die eine, bisweilen die andere dieser relativen Gleichgewichtslagen regelmäßig bevorzugt wird, ja daß in bestimmten Fällen wie in den Scheitelzellen und in Randzellen bei aufeinanderfolgenden Teilungen ein regelmäßiger Wechsel zwischen den möglichen Gleichgewichtslagen stattfindet. Ferner sind eine Reihe von Fällen bekannt, in denen die entstehende Zellwand mehr oder minder weit aus der nach den Plateauschen Regeln zu bestimmenden Gleichgewichtslage verschoben erscheint, und endlich ist für das Zustandekommen der Stellung der Teilungswand auch die relative Größe der sich bildenden Tochterzellen ein wesentlich mitbestimmendes Moment, dessen ursächliche Bedingung nicht aus den Molekularkräften abgeleitet werden kann, welche für die Einhaltung der Gleichgewichtslage durch die Teilungswand herangezogen werden konnten. Ich will versuchen, im folgenden kurz die Anschauungen mitzuteilen und zu begründen, welche ich mir auf Grund zahlreicher Beobachtungen über diese Fragen gebildet habe.

Daß der Zellkern bei dem Zellteilungsvorgange eine wesentliche Bedeutung hat, ist für alle einkernigen Pflanzenzellen außer Zweifel. Die kinetische Teilung des Kerns schafft ja hier erst die Bedingungen, unter denen die beiden entstehenden Tochterzellen als zwei getrennte Systeme im Innern der Mutterzellmembran angesehen werden können, deren Gleichgewichtslage die Lage der auftretenden Teilungswand bestimmt. Es ist meine Ansicht, daß der Zellkern auch bei der Auswahl unter den möglichen Gleichgewichtslagen der Teilungswand bestimmend mitwirkt.

Der zwischen den aufeinanderfolgenden Teilungen ruhende Zellkern ist in der Mehrzahl der Fälle ein kugeliges Gebilde, dessen innere Zusammensetzung scheinbar eine regellose Anordnung der Teile aufweist. Erst wenn die Mitose eingeleitet wird, erscheint der Kern früher oder später sehr deutlich polar organisiert, so daß man von Kernachse, Kernpolen, Äquatorialebene usw. sprechen kann. Es ist nun sehr wohl denkbar, daß die Polarität, welche der Kern im Teilungsstadium zeigt, immer erst während der Vorbereitung zur Mitose entsteht und daß die Lage, die die Pole des Kerns während des Teilungsvorganges einnehmen,

eine zufällige ist oder durch (für den Kern) äußere Umstände, wie die Konfiguration der Zellwand oder des Zellenplasmas und seiner Einschlüsse bestimmt wird. Ja für diejenigen Zellkerne, deren Kernfigur sich aus einer multipolaren Anlage heraus erst nachträglich bipolar entwickelt, scheint diese Annahme, wenn auch nicht die einzig mögliche, so doch die nächstliegende zu sein. Anderseits ist aber auch die Annahme a priori nicht abzuweisen, daß wenigstens bei gewissen Zellen der Tochterkern schon mit einer gewissen polaren Organisation aus dem Teilungsprozeß hervorgeht und diese Polarität während des Ruhestadiums bis zur nächstfolgenden Kernteilung unverändert behält. Es ist dabei gleichgültig, ob wir uns diese Polarität an die von der Kernmembran umhüllte Kernsubstanz gebunden denken, oder ob wir uns vorstellen, daß die Lage der Kernachse beim ruhenden Kern bestimmt werde durch außerhalb der Kernmembran gelegene, aber in ihrer gegenseitigen Lage mit dem Kern unverrückbar verbundene Zentren molekularer Kräfte.

Den zwingenden Beweis zu liefern, daß in konkreten Fällen eine solche Polarität des Zellkerns vorhanden sei, ist außerordentlich schwierig. Die Mannigfaltigkeit der Formgestaltung im Pflanzenreich kommt auch in der Gewebebildung zum Ausdruck, und das wechselnde Spiel der biologischen Geschehnisse bei dem Zustandekommen der Gewebeformen ist in der Mehrzahl der Fälle so verwickelt, daß ein Einfluß, den die Polarität des Zellkerns auf das Zustandekommen des endgültigen Zustandes haben könnte, meistens bald gänzlich verwischt werden muß. Zudem ist ja die Lage der Achse des ruhenden Zellkerns im Zellleibe nicht dauernd fixiert. Die Bewegungen im Innern des Plasmas, die Wachstumsverschiebungen, die durch äußeren Zug oder Druck erfolgenden Deformierungen des Zellkörpers können mechanisch oder als Reiz wirkend eine Verschiebung des Kerns aus seiner Lage bewirken, so daß trotz der Polarität die gegenseitige Lage der Achsen der aus aufeinanderfolgenden Kernteilungen hervorgegangenen Kerne verändert wird. Die räumliche Beziehung der Tochterkernachsen zu der Achse des Mutterkerns kann im Laufe der Kerngenerationen durch äußere oder innere Ursachen wechseln. Und endlich gibt es sicherlich auch Fälle genug, in denen die Fähigkeit des Kerns, seine Tochterkerne in bestimmter Weise polar zu orientieren, unterbrochen wird oder gänzlich verloren geht, oder in denen diese Fähigkeit überhaupt niemals deutlich hervortritt. Den Entwicklungsgang des Gewebes mit genügendem Einblick in das Verhalten der sich teilenden Kerne direkt schrittweise zu verfolgen, gestatten nur sehr wenige Objekte und zwar meistens nur solche, in denen die Einfachheit der Verhältnisse in der Zellanordnung

einer Erklärung durch die Polarität der Zellkerne nicht bedarf. Weit einfacher ist es zu zeigen, daß die Hypothese mit den Beobachtungstatsachen nirgends im Widerspruch steht und daß sie geeignet ist, eine zureichende Erklärung für eine Reihe von Tatsachen zu geben, die bisher eine Erklärung nicht gefunden haben.

Ich will indes zunächst versuchen, auch der Forderung eines direkten Beweises nach Möglichkeit gerecht zu werden. Daß der direkte Beweis sich immer nur auf den einzelnen Fall beziehen kann, ist klar. Es handelt sich ja auch nicht darum, darzutun, daß jeder Zellkern der Pflanze mit einer bestimmten Polarität aus dem Kernteilungsprozeß hervorgehen muß, sondern nur darum, nachzuweisen, daß die Polarität in einzelnen Fällen wirklich vorhanden ist. Daraus würde dann schon die Folgerung gezogen werden können, daß sie auch in andern Fällen vorhanden sein kann und daß die Heranziehung der Struktureigentümlichkeit des Kernes zur Erklärung gewisser sonst unerklärlicher Erscheinungen der inneren Berechtigung nicht entbehrt.

Wenn man den Weg der Hypothese wandeln muß, gewährt wie im Unglück das socios habuisse einen gewissen Trost. Ich habe deshalb die Literatur durchforscht um zu sehen, ob nicht vor mir irgend jemand, gezwungen durch die beweisende Kraft der Beobachtungstatsachen, zu gleichen Anschauungen gekommen sei wie ich. Ganz resultatlos war mein Suchen nicht, und ich freue mich, an die Spitze meiner Beweisführung ein einleuchtendes Beispiel stellen zu können, das schon 1898 als ein Beweis für die ererbte Eigenschaft gewisser Zellkerne, ihre Tochterkerne mit dem Vermögen bestimmter Orientierung auszustatten, angesprochen worden ist, für das aber die cytologischen Grundlagen schon durch viel frühere Untersuchungen gegeben und durch verschiedene Forscher bestätigt worden sind.

Es handelt sich um die Zellkernteilungen in den Basidien der Basidiomyceten. Bereits 1886 hat Rosenvinge[1] auf Strasburgers Anregung diese Kernteilungen zum Gegenstand einer Untersuchung gemacht und im wesentlichen richtig erkannt und dargestellt. Für ihn handelte es sich im wesentlichen um den Vorgang der Karyokinese und um die Verteilung der Kerne auf die entstehenden Zellen. Die uns speziell interessierende Seite der Kernteilungserscheinungen, d. h. die gegenseitige Lage der aufeinanderfolgenden Kernspindeln, hat er nicht besonders in Betracht gezogen, und wenn auch seine Figuren erkennen lassen, daß in den von ihm untersuchten Fällen das Verhalten der Kerne

[1] Sur les noyaux des Hyménomycètes. Ann. sc. nat. VII sér. t. 3 p. 75.

nicht wesentlich von demjenigen abwich, welches später von anderen Autoren für andere Objekte beschrieben wurde, so ist es doch nicht angängig, diese Figuren als Beweisstücke hier anzuziehen. Viel eingehender hat Wager in seinen 1893[1] und 1894[2] erschienenen Arbeiten das Verhalten der Tochter- und Enkelkerne beschrieben und abgebildet, und ich kann deshalb einige seiner in der zweiten Arbeit gegebenen Figuren direkt benützen, um die Verhältnisse klarzulegen. Wager untersuchte unter andern die Basidien von Agaricus galericulatus und fand, daß ursprünglich in einem gewissen Entwicklungsstadium ein einziger Zellkern am oberen Ende der keulenförmig angeschwollenen Basidie vorhanden ist. Dieser Kern teilt sich, wie Figur 1a zeigt, in normaler Weise, so daß zwei der Seitenwand der Basidie gleichmäßig genäherte Tochterkerne, Fig. 1b, resultieren. Diese beiden Tochterkerne treten aufs neue in eine Karyokinese ein, und zwar immer in der Weise,

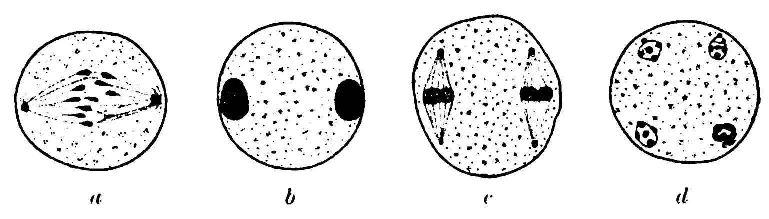


Fig. 1. Basidie von Agaricus galericulatus von oben gesehen in verschiedenen Stadien. *a* Erste Kernteilung, *b* die aus derselben hervorgegangenen ruhenden Tochterkerne, *c* zweite Kernteilung, *d* die Enkelkerne in ihrer normalen Lage. (Nach Wager in Ann. of. bot. Bd. VIII. Taf. XVII Fig. 19, 22, 25, 28.)

daß die beiden Kernspindeln annähernd unter sich parallel liegen, Fig. 1c. Ihre Achse, d. h. die Verbindungslinie der Spindelpole, liegt also immer in derselben Ebene, in welcher die Kernachse des Mutterkernes lag, aber sie schneidet die Richtung dieser letzteren unter rechtem Winkel. Juel[3] hat nun zahlreiche Fälle von Kernteilungen in Basidien verschiedener Pilze untersucht und dabei ganz speziell die Teilungsrichtung der successiven Kerne ins Auge gefaßt. Er konstatiert zunächst, daß bei den Formen mit längsgeteilten Basidien die Längsachse der Kernspindel immer auf der nachträglich entstehenden Scheidewand senkrecht steht. Die successive gebildeten Scheidewände aber schneiden sich rechtwinkelig. Er geht, indem er den Satz so formuliert, offenbar

[1] On nuclear division in the Hymenomycetes. Ann. of. bot. Vol. VII p. 489.

[2] On the presence of centrospheres in Fungi. Ann. of. bot. Vol. VIII. p. 321.

[3] Juel, Die Kernteilungen in den Basidien. Pringsh. Jahrb. 1898. Bd. XXXII. p. 361.

von der Annahme aus, daß die Lage der Kernspindel von der Stellung, welche die in ihrer Äquatorialebene auftretende Wand einnehmen soll, bedingt werde, und benutzt diese Anschauung später, um daraus zu deduzieren, daß die Hymenomyceten mit ungeteilten Basidien phylogenetisch von denjenigen mit längsgeteilten Basidien abzuleiten sind. Das Hysteron-Proteron, welches diese Anschauung beherrscht, mag vorerst unerörtert bleiben. Die Tatsache bleibt bestehen, daß die Kerne in den mit längsgeteilter Basidie versehenen Tremellineen ihre Spindeln so ordnen, daß die Achsen alle in einer Querebene der Basidie liegen und daß die Tochterkerne ihre Achse senkrecht zu derjenigen des Mutterkerns stellen. Die Kernstellung ist also die gleiche wie bei den ungeteilten Basidien, für welche oben das Beispiel durch Wagers Figuren gegeben wurde.

Juel sagt nun: „Die transversale Lage der Kernspindeln und die gekreuzten Richtungen derselben in den aufeinanderfolgenden Teilungsschritten in der Basidie dieser Pilze müssen, für sich betrachtet, sehr merkwürdig erscheinen. Die ursprüngliche und ungezwungenste Lage der Kernspindel muß die longitudinale sein, wie sie ohne Zweifel in allen vegetativen Hyphen vorherrscht. Wenn die Lage der Kernspindel hier in so auffallender Weise abweicht, so muß eine Ursache vorhanden sein."

Juel setzt dann weiter auseinander, daß eine außerhalb des Kerns gelegene mechanische Ursache nicht anzunehmen sei. Die Wandbildung, der nach seiner Anschauung eine Einwirkung auf die Lage der Spindel zukommt, fehlt ja vollständig. Die von van Tieghem geäußerte Ansicht, daß die Stellung der Sterigmen und Sporen die Lage der Kerne in der Basidie bestimme, weist er wirksam zurück, einmal mit dem Hinweis darauf, daß bei Dacryomyces, der terminale Sterigmen und Sporen trägt, die Kernspindeln longitudinal stehen, und ferner mit dem Einwande, daß nach Wagers Untersuchungen an Agaricus und seinen eigenen Beobachtungen an Muciporus während der Kernteilungen überhaupt noch keine Andeutung von den Sterigmen oder Sporen wahrnehmbar ist. Er kommt somit zu dem Schluß: „Da die Lage der Kernspindeln in diesen Basidien also nicht durch sichtbare Ursachen erklärt werden kann, so muß dieselbe eine vererbte Eigenschaft sein."

Bis hierher können wir den Schlüssen Juels ohne weiteres folgen, sie entsprechen durchaus den Beobachtungstatsachen. Und wenn wir noch hinzunehmen, daß das feinkörnige, im übrigen aber homogene Protoplasma, in welches die sich teilenden Kerne in der ungeteilten Basidie eingebettet sind, keinerlei Andeutung einer polaren Orientierung aufweist, so müssen wir noch zu dem von Juel wohl nur nicht direkt



ausgesprochenen Schluß gelangen, daß der Träger der von ihm angenommenen erblichen Eigenschaft der Kern selber ist. Wir können also die Beobachtungen über die Lage der Kernspindel in den untersuchten Basidien ohne Querwandbildung auch so zusammenfassen: Die Tochterkerne des ersten Kerns der Basidie, der daraufhin geprüften Hymenomyceten sind bei ihrer Entstehung im ersten Teilungsschritt derart polar organisiert, daß ihre Kernspindel bei der nächstfolgenden Teilung in der gleichen Ebene liegt, wie die Kernspindel des Mutterkerns, aber rechtwinkelig zu der letzteren orientiert ist.

Damit ist der direkte Beweis geliefert, daß in gewissen Fällen den Tochterkernen bei der Karyokinese eine mit Bezug auf die Lage der Mutterspindel bestimmt orientierte Polarität mitgeteilt wird.

Die weiteren Schlüsse, die Juel aus den Beobachtungen ableitet, gehen über den Boden des Tatsächlichen hinaus. Er stellt sich vor, daß die Stellung der Kerne in den Basidien mit Längswänden durch die Stellung der Längswände bedingt wird und daß die Kerne sich an die damit vorgezeichnete Art der Anordnung ihrer Teilungsspindeln so sehr gewöhnt haben, daß auch, als im Laufe der phylogenetischen Entwicklung die Wandbildung ausfiel, der Modus der Kernteilung in der Basidie beibehalten wurde. Da die Kernspindel auch in den längsgeteilten Basidien vor dem Auftreten der ersten Andeutung der die Zellteilung vollendenden Zellwand ihre Lage einnimmt, so kann die Stellung der Zellwand diese nicht beeinflussen. Das Umgekehrte ist das Wahrscheinlichere. Die Lage der Zellwand wird durch die Anordnung der Kernspindel bestimmt. In dem keulenförmigen, einem Rotationskörper vergleichbaren Körper der Basidie ist jede durch die Achse gehende Längswand in Gleichgewichtslage; welche von den unendlich vielen, die Achse in sich aufnehmenden Symmetrieebenen schließlich von der ersten Längswand eingenommen wird, das hängt nur von der Lage der Kernspindel ab, da ja immer die neue Wand die Kernfigur in der Äquatorialebene durchsetzt, wie Juel selber nachgewiesen hat. Beim zweiten Teilungsschritt tritt das Gleiche ein. Die Kernspindel bestimmt die Lage der Wand, sie muß, da die Kernspindel infolge der vom Mutterkern überkommenen Polarität des Kerns quer in der Halbierungszelle der Basidie liegt, eine Längswand sein, die ihre Gleichgewichtslage gleich bei der Entstehung in der Äquatorialebene des Kernes erhält oder dieselbe durch geringe Verschiebung aus dieser Lage leicht annehmen kann. Wäre die Gleichgewichtslage die Ursache der Anordnung, so müßte wohl schon bei der ersten Teilung der Basidie,

sicher aber bei dem zweiten Teilungsschritt in jeder Halbierungszelle eine Querwand auftreten. Was Juel beweisen wollte, der phylogenetische Zusammenhang zwischen den Tremellineen und den Hymenomyceten, läßt sich übrigens meines Erachtens aus der eigenartigen übereinstimmenden Teilungsweise des Basidienkernes, welche von der Teilungsweise der vegetativen Kerne und derjenigen des Basidienkerns bei anderen Protobasidiern verschieden ist, ebensogut oder vielleicht besser deduzieren, wenn man den Einfluß der Wandstellung auf die Stellung der Spindel dahingestellt sein läßt. Doch das gehört nicht zu unserem Thema.

Für die Pilze stellt offenbar das Vorkommen successiver Kerne mit in einer Ebene orientierten senkrecht gekreuzten Achsen einen seltenen, vielleicht auf die Fortpflanzungsorgane der Basidiomyceten beschränkten Spezialfall vor. In den vegetativen Zellen scheinen die Spindeln, soweit aus den bisher darüber gemachten Angaben geschlossen werden darf, längs gerichtet zu sein. Das mag auf äußere Umstände, vielleicht auf die Schlauchform der vegetativen Zellen, zurückzuführen sein. Denkbar wäre aber auch, daß die Längsrichtung der Spindeln ein Ausdruck der speziellen Polarität ist, welche den Tochterkernen bei dem Teilungsvorgang mitgeteilt wird. Vielleicht beruht gerade darauf das Fadenwachstum der Pilze und ihre Unfähigkeit, normalerweise anders als durch Verflechtung verzweigter Fäden Gewebekörper hervorzubringen. Doch bevor ich darauf eingehen kann, zu zeigen, wie die Hypothese von der Polarität des Zellkerns zur Erklärung allgemeiner morphologischer Verhältnisse herangezogen werden kann, wird es nötig sein, noch andere direkte Beweise für die postulierte Eigentümlichkeit des Zellkerns auch in anderen Abteilungen des Gewächsreiches aufzusuchen.

Die Pilze bilden eine ziemlich isolierte Gruppe im Pflanzenreich; Tatsachen, welche sich auf ihre Entwicklungsvorgänge beziehen, können nicht ohne weiteres verallgemeinert werden, selbst wenn sie ein Organ betreffen, das wie der Zellkern bei den meisten Gruppen der Lebewesen so weitgehende Übereinstimmung zeigt. Es mußte mir deshalb daran liegen, ein weiteres Beispiel für Polarität des Zellkerns aus anderen Gewächsgruppen, vor allen bei den Gefäßpflanzen, zu gewinnen. Ich glaube nun, zunächst in dem Verhalten gewisser Pollen- resp. Sporenmutterzellen einen Beweis für die Polarität des Zellkerns vor der Teilung gefunden zu haben. Ursprünglich nahm ich an, daß jede beliebige Gefäßpflanze das nötige Beweismaterial liefern müsse, und daß die bereits über Sporen- resp. Pollenentwicklung vorhandene Literatur herangezogen werden könne. Indes fand ich, daß auf die Verhältnisse, welche für

mich hier in Betracht kommen, bei dem Studium des Entwicklungsganges nicht immer in genügender Weise Rücksicht genommen worden ist, weil eben die Beobachter andere Ziele im Auge hatten und für sie die gegenseitige Lage der Tochter- und Enkelkerne belanglos war. Ich hielt es deshalb für besser, eigene Untersuchungen anzustellen, für die ich als geeignetes Material die Sporangien von Ophioglossum pedunculosum herausfand.

Über den Teilungsvorgang der Pollen- und Sporenmutterzellen existiert bereits eine umfangreiche Literatur, die bis auf Brongniart und Mohl zurückreicht und zum großen Teil wie die Arbeiten von Hofmeister, Nägeli, Al. Braun u. a. m. noch aus der Zeit stammt, in welcher man den Teilungsvorgang des Zellkerns noch nicht in seinen Einzelheiten erkannt hatte. In der neueren Zeit wurden vielfach wegen der bequemen Gelegenheit zum Studium der Kernteilungsvorgänge die Untersuchungen von Sporenmutterzellen wieder aufgenommen, ohne daß dabei indes für den Prozeß der Zellteilung selber wesentlich neue Gesichtspunkte gewonnen worden wären. Im allgemeinen geht die Zerteilung der Mutterzelle in der Weise vor sich, daß in zwei unmittelbar aufeinanderfolgenden Kernteilungen vier Tochterkerne entstehen, die in dem annähernd kugeligen Raum der Mutterzelle in gleichen Abständen von einander, also in ihrer gegenseitigen Lage den Spitzen eines Tetraeders entsprechend angeordnet sind. Zwischen ihnen entsteht dann simultan eine Wandbildung, welche der Regel der kleinsten Flächen in exquisiter Weise entspricht. Bisweilen findet eine Abweichung von diesem Entwicklungsgang statt in der Weise, daß zwischen den zuerst entstehenden beiden Tochterkernen eine Zellwand auftritt, welche zur Bildung zweier halbkugeliger Zellen führt, und daß dann jede dieser Halbkugeln nach einer weiteren Kernteilung durch eine Halbierungswand in zwei Enkelzellen zerlegt wird, welche die Gestalt von Kugelquadranten besitzen. Die vier Kugelquadranten, welche so entstehen, sind entweder in einer Ebene geordnet, — d. h. die Trennungswände der Enkelzellen gehören der gleichen Fläche an, — oder sie sind in gekreuzter (dekussierter) Stellung, — d. h. die Trennungswände der Enkelzellen gehören zwei sich rechtwinkelig schneidenden Flächen an. Es gibt demnach drei verschiedene Anordnungen, welche die aus dem Teilungsvorgange hervorgehenden vier Pollen- oder Sporenzellen einnehmen können: die tetraedrische, die dekussierte und die Anordnung in einer Ebene. Wir haben also hier im Grunde genommen ähnliche Verhältnisse, wie bei den Kernen der Basidien. In einer Reihe von Fällen ist zwischen der ersten und zweiten Kernteilung die Ausbildung einer

Halbierungswand eingeschaltet, in anderen der Zahl nach überwiegenden Fällen unterbleibt die Wandbildung. Die Sporenmutterzellen von Ophioglossum pedunculosum zeigen dieses letztere Verhalten. Die Zerteilung der Sporenmutterzelle in vier Sporenzellen erfolgt simultan. Die vier Kerne nehmen ihre tetraedrische Lage ein, bevor noch eine Andeutung dieser Wandbildung sichtbar ist, und ihre Stellung muß also von dieser Wandbildung und speziell von dem Ansatz der Wände an die Wand der Mutterzelle völlig unabhängig sein. Bei diesem Beispiel ist noch ein anderer Einwand ausgeschlossen, der Einwand nämlich, daß die benachbarten Sporenmutterzellen sich durch gegenseitige Berührung deformieren und daß dadurch die Lage der Kerne bei dem Teilungsprozeß beeinflußt werden könnte. Es wird nämlich hier durch die sich auflösenden Tapetenzellen eine sehr reichliche schleimig-schaumige Einbettungsmasse geliefert, in welcher die einzelnen Sporenmutterzellen frei suspendiert sind. Verfolgen wir nun an der Hand der in Fig. 1—14 auf Tafel I gegebenen Abbildungen den Entwicklungsgang, so zeigt sich, daß der Kern der Sporenmutterzelle (1) eine (in der Figur) aufrechtstehende Kernspindel (2) bildet, die mit Durchlaufung der bekannten Stadien (3, 4, 5, 6) zur Entstehung zweier Tochterkerne führt, welche also entsprechend der Lage der Kernspindel (in der Figur) oben und unten in der kugeligen Mutterzelle liegen. Zwischen den jugendlichen Tochterkernen sind zahlreiche Fäden ausgespannt und in der Äquatorialebene der Kernfigur sammelt sich eine homogene, färbbare Masse (7). Diese Masse bleibt auch erhalten, wenn die zwischen den Tochterkernen ausgespannten Fäden verschwunden sind (8). Es schien mir in einigen Fällen, als ob die Fäden sich von den Kernen in diese Zwischenmasse zurückziehen. Indessen lege ich auf diese Beobachtung kein besonderes Gewicht. Von der Zellperipherie bleibt die von der Zwischenmasse gebildete ziemlich dicke Platte immer deutlich, meist ziemlich weit entfernt. Sehr bald nach der Entstehung der Tochterkerne treten die letzteren in eine neue Kernteilung ein (9). Dabei fand ich ausnahmslos die Spindeln so geordnet, daß ihre Achsen unter sich gekreuzt sind. Wir sehen also in einer Ansicht der Mutterzelle immer nur eine Kernteilungsfigur von der Seite (9 u. 10 oben), die zweite vom Pol her (9 u. 10 unten), oder wir sehen beide Kernfiguren in gekreuzter Stellung schräg aufsteigend gegen die Ebene des Gesichtsfeldes (11). Sobald die Enkelkerne an den Polen der Kernfiguren sich zusammenziehen, verschwindet die Zwischenmasse und es bilden sich alsbald neue Verbindungsfäden, welche alle vier Kerne im Sinne der Tetraederkanten miteinander verbinden (12). In diesen Strahlungen erscheint dann die Trennungslinie (13), die als erste

Andeutung der entstehenden Teilungswände angesehen werden muß, und mit der Ausbildung der Trennungswand ist dann auch der Zellteilungsvorgang abgeschlossen (14).

Schon um die Einzelheiten des Kern- und Zellteilungsprozesses mit Sicherheit festzustellen, dann ferner, um zu konstatieren, daß die gekreuzte Stellung der Tochterkernspindeln wirklich die ausnahmslose Regel bildet, habe ich viele Hunderte von Mutterzellen in Mikrotomschnitten untersuchen müssen. Wenn ich dabei nirgends einen Anhaltspunkt dafür gewonnen habe, daß irgend welche außerhalb der Zelle oder in der Konfiguration des Zellinhaltes gelegene Ursachen die regelmäßige gegenseitige Stellung der Kerne bedingen, so scheint mir das als eine ausreichende Gewähr für die Annahme, daß hier wirklich die Ursache der bestimmten Orientierung in der Organisation der Kerne selber gelegen ist, d. h. daß also die Tochterkerne aus der ersten Kernteilung mit einer ganz bestimmt orientierten Polarität hervorgehen, welche unabhängig von äußeren Bedingungen die Lage der nächstfolgenden Kernspindel indiziert.

Es dürfte wohl nicht allzu gewagt erscheinen, die Polarität der Tochterzellkerne, welche bei Ophioglossum pedunculosum die Ursache für die tetraedrische Anordnung der Zellkerne bildet, auch für alle jene Fälle anzunehmen, in denen wie hier ohne vorherige Scheidewandbildung vier Kerne in der gleichen regelmäßigen Anordnung in Pollen- oder Sporenmutterzellen auftreten. Aber auch, wo der ersten Kernteilung regelmäßig eine Querwandbildung in der Mutterzelle folgt, bevor die Tochterkerne sich weiterteilen, dürfte kaum eine andere Erklärung für die Anordnung der Spindeln bei der letzten Kernteilung gefunden werden können. Denn es läßt sich auch hier zeigen, daß die Lage der Spindel das Proteron ist, also auch die Lage der nächstfolgenden Teilungswand im wesentlichen bestimmt, nicht umgekehrt. Übrigens kommen beide Teilungsmodi, d. h. successive und simultane Wandbildung in Mutterzellen desselben Sporangiums nebeneinander vor, so bei Althaea rosea, wie bereits Nägeli[1], bei Tradescantia, wie Hofmeister[2] gezeigt hat. Man wird nicht wohl für die Erklärung der Kernlage im einen Falle andere Momente heranziehen können als im andern.

Daß bei den sich succedan teilenden Mutterzellen häufig neben der dekussierten Stellung der Tochterkerne auch die Stellung in einer Ebene vorkommt, zeigt, daß die räumliche Beziehung zwischen den Tochterkernen, welche durch die von dem Mutterkern überkommene Polarität

[1] Zeitschrift 1844. p. 49.
[2] Botan. Zeitung 1848. p. 430.

bedingt wird, nicht immer die gleiche ist. Sie mag in manchen Fällen dem Zufall überlassen sein, so liegen bei Lilium Martagon und andern die Pollenzellen in den durch die Halbierungswand getrennten Hälften häufig parallel oder dekussiert, nicht selten aber auch unter schiefem Winkel gekreuzt. Wenn, wie es nach den Angaben der Literatur scheint, in anderen Beispielen normalerweise nur die parallele Lage und die rechtwinkelig gekreuzte Lage nebeneinander vorkommen sollten, so würde das auf eine besondere Eigenheit der betreffenden Kerne hindeuten; für sie würde das Gesetz, daß die Achse des Tochterkerns in einer zur Achse des Mutterkernes senkrechten Ebene liegt, noch eine Spezialisierung erfahren, durch welche die gegenseitige Lagerung der beiden Tochterkerne geregelt wird. Es ist mir indes nicht gelungen, einen derartigen Fall mit Sicherheit zu konstatieren. Auffällig mag es unter diesen Umständen erscheinen, daß nicht auch bei den Mutterzellen mit simultaner Zellteilung die Lage der Tochterkerne in einer Ebene ebenso häufig auftritt als bei denjenigen mit succedaner Teilung. Ganz zu fehlen scheint diese Art der Anordnung auch bei ersteren nicht. Hofmeister[1] gibt schon für Pinus an, daß beide Anordnungen der vier Enkelkerne auch in solchen Pollenmutterzellen angetroffen werden, bei denen die Wandbildung erst nach der zweiten Kernteilung eintritt, und daß dann auch hier die vier simultan entstehenden Zellen die Form von Kugelquadranten besitzen. Für gewöhnlich aber dürfte die Lage der vier Kerne in einer Ebene bei den succedan sich teilenden Mutterzellen deshalb nicht zu beobachten sein, weil diese Lage, die nur einer relativen Gleichgewichtslage der Tochterzellen entspricht, bei der geringsten Abweichung infolge der im ersten Abschnitt erörterten molekularphysikalischen Verhältnisse in die einem absoluten Gleichgewicht entsprechende tetraedrische Lage übergeführt wird, sobald gleichzeitig zwischen den vier Tochterzellen die Kohäsion des Zellinhaltes verringert oder aufgehoben wird.

Ich komme damit auf die Beziehung zu sprechen, welche zwischen den beiden Faktoren besteht, die ich für das Zustandekommen der Wandstellung in der sich teilenden Zelle herangezogen habe, auf die Beziehung zwischen der durch die Kohäsion bedingten Gleichgewichtslage und der Polarität des Zellkerns. Jeder dieser Faktoren kann offenbar für sich allein wirkend eine bestimmte Stellung der Wand bedingen. In mehrkernigen Zellen z. B. wird nur die Oberflächenspannung in den entstehenden Tochterzellen den Ort der Wandbildung bestimmen müssen, und es ist mir auch kein Fall aufgestoßen, in dem nicht die Teilungs-

[1] Botan. Zeitung 1848. p. 671.

wand bei mehrkernigen Zellen eine Fläche minimae areae darstellte. Den entgegengesetzten Fall werden wir nur dann antreffen können, wenn der sich teilende Zellkern in seiner durch die ererbte Polarität bestimmten Lage während des ganzen Teilungsvorganges, sei es durch die Konsistenz des Protoplasmas, sei es durch andere Umstände festgehalten wird, bis die Teilungswand gebildet und mit der Mutterzellwand unverschiebbar verwachsen ist. Solche Fälle sind nach meiner Ansicht, wie später noch eingehender zu erörtern sein wird, realisiert bei der Bildung der schiefen Teilungswände in den Rhizoiden der Laubmoose und in den Wurzeln der Characeen. Für gewöhnlich aber wirken beide Faktoren zusammen an dem Zustandekommen der Wandstellung mit. Die Lage der auftretenden Spindel wird bedingt durch die Polarität des Kerns, sobald aus der Spindel die Kerntonne geworden ist; sobald damit zwischen den beiden Zellkörpern der Tochterzellen eine in der Äquatorialebene der Kernfigur gelegene Trennungsfläche geringerer Kohäsion gebildet worden ist, treten die aus der Kohäsion des Zellplasmas resultierenden Verschiebungen zur Aufsuchung der nächsten Gleichgewichtslage ein, die dann die sich bildende Trennungswand zu einer relativ kleinsten Fläche werden lassen.

Den Nachweis für diese Annahme, glaube ich, aus zwei Beobachtungen erbringen zu können, die sich nun im Gegensatz zu den bisher behandelten Beispielen auf solche Fälle beziehen, in denen der Kernteilung die Wandbildung unmittelbar folgt. Am übersichtlichsten ist wohl das Verhalten der Zellkerne und Querwände in den Fäden der Antheridien der Characeen. Fig. 15—17 der Tafel I, welche ich aus dem reichen Vorrat meiner in der ersten Hälfte der 90er Jahre entstandenen unveröffentlicht gebliebenen Characeenzeichnungen auswählte, stellen drei Fadenabschnitte in verschiedenen Teilungsstadien vor. Fig. 15 zeigt, daß die Kernspindeln zuerst in der Mutterzelle nicht, oder doch nicht immer genau gerade gestellt sind. Wenn die Tochterkerne an den Polen zusammengezogen sind und die erste Andeutung der Trennungslinie zwischen den Tochterzellen hervortritt (Fig. 16), ist von dieser schiefen Lage nicht mehr viel zu sehen, und sobald die junge Zellwand deutlich ausgebildet ist, zeigt sie, wie Fig. 17 erkennen läßt, genau die Stellung, die der Gleichgewichtslage entspricht, wie ja überhaupt in dem fertigen Faden das Prinzip der rechtwinkeligen Scheidung der Wände in vollkommenster Weise in der Querwandstellung zum Ausdruck kommt. Wollen wir in diesem Beispiel die ursprüngliche Lage der Spindel aus der bei der vorhergehenden Kernteilung hervorgegangenen Polarität erklären, so müssen wir annehmen, daß hier die Achse der Tochterkerne mit der

Achsenlage des Mutterkerns in die gleiche Ebene fällt. Denn die in Teilung begriffenen Kerne der beiden obersten Zellen des Fadens in Fig. 15 sind offenbar Abkömmlinge eines Kerns, dessen Achse bei der vorhergehenden Karyokinese die Querwand senkrecht durchsetzte. Vielleicht lag die Achse der Tochterkerne ursprünglich direkt in der Verlängerung der Mutterkernachse. Die geringe Abweichung von der unter dieser Annahme zu erwartenden aufrechten Stellung der Tochterspindeln können wir uns dadurch zustande gekommen denken, daß entweder die Zellkerne bei den infolge des Wachstums der Tochterzellen sich ergebenden Verschiebungen im Zellplasma um ein Geringes aus ihrer ursprünglichen Lage verrückt worden sind, oder daß die Kernfigur auch hier bei ihrem ersten Auftreten gerade steht, alsbald aber, wenn sie ihre normale Ausdehnung von Pol zu Pol erlangt, durch die beschränkten Raumverhältnisse im Innern der Zelle eine passive Lagenänderung, in die am meisten Raum bietende Diagonalstellung, erfährt. Der Nachweis, daß hier die endgültige Stellung der Querwand rechtwinkelig zur Mutterzellwand erst durch eine während der Kernteilung und zwar in einem ziemlich späten Stadium eintretende Verschiebung erreicht wird, bleibt selbstverständlich auch dann in Kraft, wenn man die ursprüngliche Lage der Kernspindel überhaupt nicht auf eine ererbte Polarität, sondern etwa auf die Verteilung des Plasmas in der Mutterzelle zurückführen wollte.

Zieht man aber das Verhalten der Kerne in den vegetativen Organen von Chara zum Vergleich heran, so wird die Annahme, daß hier eine bestimmte Regelmäßigkeit zwischen der Lage der aufeinanderfolgenden Kernfiguren fehlen sollte, außerordentlich unwahrscheinlich. Über den Kernteilungsvorgang bei Chara sind von Debski[1] sehr sorgfältige Untersuchungen angestellt worden. Dieser Beobachter schreibt: „Es ist weiter auffallend, daß die Richtung der Spindelachse und der Zellplatte bei jeder Teilung im voraus mit voller Notwendigkeit bestimmt ist durch die Abkunft und die Lage der betreffenden Zelle; nur so wird das Zustandekommen des äußerst regelmäßigen Aufbaues der Charapflanze ermöglicht. Die Spindelachse stellt sich nicht, wie dies sonst gewöhnlich der Fall ist, in die Richtung der größten Plasmaansammlung, sondern vielfach, so z. B. bei der Teilung jeder Segmentzelle, gerade in die Richtung der kleinsten. Man sieht vielfach, daß der Raum für die Spindel zu eng ist, ja daß es sogar an genügendem Platz für die Kernplatte fast mangelt, und wenn auch nebenan zu beiden Seiten viel Platz frei ist, stellt sich die Spindel

[1] Pringsheims Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. XXX. 1897. p. 227 und Bd. XXXII. p. 635.

in einer Segmentzelle doch immer in die Richtung des kürzesten, d. h. des Längendurchmessers dieser Zelle und nie in die Richtung des viel längeren Querdurchmessers." Ich brauche den Worten des Autors nicht viel hinzuzufügen. Deutlich ergibt sich aus ihnen, daß die Gestalt der Zelle die Lage der Kernfigur nicht beeinflußt. Diese Lage, welche in jedem Falle eine ganz bestimmte, niemals dem Zufall überlassen ist, muß also durch eine dem Zellinhalt inhärente Eigenschaft bestimmt werden. Nach meiner Annahme reguliert die vom Mutterkern mitgeteilte Polarität des Zellkerns die Stellung der Kernfigur. Ich will aber, da die Verhältnisse bei Chara gewisse Komplikationen aufweisen, hier auf den direkten Nachweis dieser Polarität verzichten. Hier kommt es mir nur darauf an, wahrscheinlich zu machen, daß auch in den Zellen der Antheridienfäden von Chara die Kernspindeln nicht zufällig in ihre Lage kommen, sondern, daß auch hier eine Gesetzmäßigkeit vorliegt. Die Tatsache, daß die Kernfigur in den Zellen der Antheridienfäden sich nachträglich geradestellt, ist auch Debski nicht entgangen. Er sagt ausdrücklich: „Die regelmäßige, zu der Längsachse senkrechte Richtung der neuen Wand erfolgt durch eine nachträgliche Drehung der Spindel."

Man wird für diese merkwürdige Bewegung der Kernfigur in einer späteren Phase des Teilungsvorganges wohl kaum eine näherliegende physikalische Ursache auffinden können, als die durch die Kohäsion der Plasmakörper der Tochterzellen bedingte Oberflächenspannung in der Berührungsfläche, welche bewirkt, daß die Berührungsfläche in die der Äquatorialebene des Kerns am nächsten liegende Gleichgewichtslage übergeführt wird [1].

Ein zweites Beispiel für das Zusammenwirken der beiden Faktoren, Polarität des Zellkerns und Oberflächenspannung der Berührungsfläche, beim Zustandekommen der Zellwandstellung in der sich teilenden Zelle, entnehme ich wieder den Gefäßpflanzen. Es hat den Vorzug gegenüber

[1] Auch die Kern- und Zellteilungsvorgänge in den Antheridien von Dictyota scheinen geeignetes Material für die Bestätigung der Annahme einer nachträglichen Geradstellung der Kernfigur zu liefern. J. Lloyd Williams bildet in seinen Studies in the Dictyotaceae II (Annals of Botany. Vol. XVIII Taf. XII Fig. 13) einen Querschnitt durch ein junges Antheridium ab, dessen sehr regelmäßig angeordnete Zellen in Bezug auf ihre Wandstellung dem Gesetz der rechtwinkeligen Schneidung gehorchen. In den Zellen, in denen weitere Teilungsschritte angebahnt werden, findet sich einmal eine deutlich schief, fast diagonal gestellte Kernfigur. Ich messe dem Hinweis auf diese Tatsache selbstverständlich keine besondere Beweiskraft zu, sondern möchte damit nur auf ein Beispiel hinweisen, an dem Studien über die Bewegung der Kernspindel während der Zellteilung voraussichtlich Erfolg haben werden.

dem ersten Beispiel, daß es eine Verallgemeinerung auf eine im Entwicklungsgang zahlreicher Pflanzen auftretende Erscheinung zuläßt, und daß es zugleich auch unzweideutige Belege bietet für den Einfluß der Polarität des Zellkerns bei der ersten Lage der Kernspindel. Allerdings erfordert dieses Beispiel dafür auch ein Eingehen auf kompliziertere und nicht so leicht übersichtliche Zellanordnungsverhältnisse und Teilungsvorgänge in geschlossenen Gewebeverbänden.

In zahlreichen Beispielen findet man in geschlossenen Komplexen gleichwertiger Zellen in den Fortpflanzungsorganen der Gefäßpflanzen eine Zellanordnung, welche zu der Gesamtform des Komplexes keineswegs in der von Sachs postulierten Beziehung steht. Ich erinnere, um ein altbekanntes Beispiel voranzuschicken, an das spermatogene Gewebe in dem Antheridium von Marchantia, welches für alle Leber- und Laubmoosantheridien typisch ist. Die Teilungswände laufen auf dem Längs- oder Querschnitt alle ziemlich genau geradlinig und rechtwinkelig zueinander, so daß die einzelnen Zellen würfelförmig erscheinen, während nach dem Sachs'schen Prinzip doch entsprechend der Gestalt des Antheridiums, welche einem gestreckten Rotationsellipsoid nahekommt, Kurven zu erwarten wären, die zum Teil als Periklinen der Oberfläche parallel, zum Teil als Antiklinen senkrecht zur Oberfläche verlaufen müßten. Die gleiche Abweichung von der Regel sehen wir in zahlreichen sporogenen Zellkomplexen besonders dann deutlich hervortreten, wenn die Zahl der sporogenen Zellen verhältnismäßig groß ist, der Komplex also ziemliche Mächtigkeit besitzt. Die nebenstehende Figur, welche bei 325facher Vergrößerung möglichst genau mit der Camera entworfen worden ist, zeigt einen Querdurchschnitt durch den sporogenen Zellkomplex eines jungen Sporangiums von Botrychium Lunaria. Auch hier kann von einer der Sachs'schen Regel entsprechenden Anordnung der Anti- und Periklinen nicht die Rede sein. Die einzelnen Zellen sind mehr oder minder regelmäßig würfelförmig und unter sich wiederum zu würfelförmigen Gruppen vereinigt. Ein Umstand, der dieses Objekt für unsere Zwecke zur Beobachtung günstig erscheinen läßt, besteht

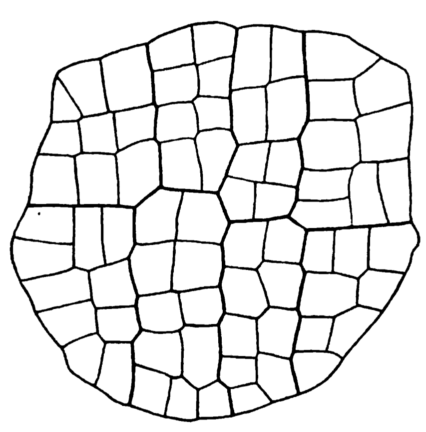


Fig. 2. Sporogener Zellkomplex aus dem Sporangium von Botrychium Lunaria. 325 : 1.

nun darin, daß hier die Zellkernteilungen ziemlich genau in allen Zellen gleichzeitig vor sich gehen. Man kann also leicht unter einer genügend großen Zahl von Mikrotomschnittserien solche herausfinden, in denen die einzelnen Phasen des Kern- und Zellteilungsvorganges an zahlreichen Zellen genau studiert werden können. Fig. 25 auf der Tafel II zeigt z. B. einen Teil des Querschnittes, in welchem eine große Anzahl von Zellen median und parallel zu einer der Wandflächen getroffen sind; in dem nicht ausgezeichneten Teil des Schnittes waren die Zelletagen gegen den gezeichneten Abschnitt etwas verschoben, so daß also dort die Schnittfläche nicht direkt parallel einer Zellwand die einzelnen Zellen getroffen hatte. Man konnte auch dort aus der Vergleichung der vorhergehenden und folgenden Schnitte der Serie leicht konstatieren, daß hier wie in jeder andern der untersuchten Schnittserien im übrigen die gleichen Verhältnisse in betreff der Anordnung und gegenseitigen Lage der einzelnen Zellen und Zellkomplexe vorhanden waren. Ich zog es aber vor, statt durch Konstruktion und Kombination die Regelmäßigkeit erkennbar hervortreten zu lassen, den Schnitt nur so weit zur Grundlage der Erörterung zu machen, als er direkt mit der Camera entworfen, ein klares und übersichtliches Bild der betreffenden Verhältnisse bot.

Zunächst läßt nun dieser Schnitt erkennen, daß auch hier die Zellanordnung von dem Gesamtumriß des Komplexes unabhängig ist und daß auch hier die annähernde Würfelform der einzelnen Zellen und der Zellgruppen eingehalten wird. Die genetische Zusammengehörigkeit der Zellen einer Gruppe tritt in dem Schnitt besonders dadurch deutlich hervor, daß das Zellenplasma an den jüngsten Zellwänden fester haftet als an den älteren. Die geringe Zusammenziehung, welche das Plasma bei der Fixierung erfährt, bewirkt also, daß der Zellinhalt, ohne seine Gesamtform wesentlich zu ändern, ein wenig von den älteren Zellwänden zurückweicht, wodurch längs der in der Figur etwas stärker ausgezogenen Wände schmale helle Spalten hervortreten. Vergleicht man nun die gegenseitige Lage der Kernspindeln in den Zellen, welche von einer Mutterzelle stammen, so ergibt sich, daß die Achse der Kernspindeln stets gekreuzt steht zu der Verbindungslinie beider Zellmitten, d. h. zu der Richtung, welche die Kernspindel des Mutterkerns einnahm. Es ist nicht immer ganz leicht, dieses Lagerungsverhältnis mit Sicherheit zu konstatieren. Jedenfalls genügt dazu nicht die Betrachtung eines einzelnen Schnittes der Serie, denn es können ja die beiden aus einer Mutterzelle entstandenen Zellen ebensowohl in verschiedener Höhe übereinander, als in dem gleichen Schnitt nebeneinander gelegen sein. Ich habe zahlreiche achtteilige Zellgruppen durch die Schnitte der

Serien verfolgt und mir über die genetische Zusammengehörigkeit der einzelnen Zellen Aufschluß zu verschaffen gesucht. Wo es wirklich gelang, da fand ich überall die Regel bestätigt, daß die Tochterspindeln zur Richtung der Mutterspindel gekreuzt stehen. Wie ich bei dieser Konstatierung verfuhr, das mag an einem Beispiel näher erläutert sein. In Fig. 18—24 der Tafel sind die Zeichnungen von den Zellen eines im einzelnen Schnitt vierzelligen Komplexes durch 7 aufeinanderfolgende Schnitte der Serie unter Benützung der Zeichenkammer möglichst genau wiedergegeben. Wir können uns die räumlichen Verhältnisse in dem Komplex aus diesen Zeichnungen rekonstruieren, wenn wir dieselben so übereinander geschichtet denken, daß Fig. 18 zu unterst, Fig. 24 zu oberst zu liegen kommt. Es ergibt sich nun zunächst, daß wir es in den dargestellten Schnitten mit acht genetisch zusammengehörigen Zellen zu tun haben, d. h. mit 8 Zellen, die durch successive Teilungen aus einer einzigen Urmutterzelle hervorgegangen sind. Diese 8 Zellen liegen zu viert in zwei Etagen übereinander. Schnitt 19 entspricht ungefähr dem mittleren Durchschnitt der unteren Etage, während die mittlere Höhe der oberen Etage etwa zwischen Schnitt 22 und 23 fällt. Die Scheidewand zwischen den beiden Zelletagen enthält der Schnitt 21. Den Nachweis dafür, daß hier ein genetisch zusammengehöriger Komplex vorliegt, erblicke ich einmal in der veränderten Umrißform, welche die entsprechend liegenden Zellgruppen in denjenigen Schnitten der Serie aufweisen, die den gezeichneten Schnitten vorhergehen und ihnen folgen, — und zweitens darin, daß das Protoplasma aller Zellen gegen die in Schnitt 21 gelegene Scheidewand der beiden Etagen weniger kontrahiert ist als gegen die älteren Wände, die wir uns parallel mit jener Scheidewand unter Schnitt 18 und über Schnitt 24 in der Richtung der Schnittfläche zu denken haben. Wir haben nun zuerst zu untersuchen, welche die in der Urmutterzelle auftretende erste Teilungswand war. Es sind drei Fälle möglich, entweder teilte sich die Urmutterzelle zuerst in eine vordere und eine hintere Zelle in der Richtung, welche in Fig. 21 durch a b angedeutet ist, oder es entstand zuerst eine Wand c d (Fig. 21), welche die Urmutterzelle in eine linke und eine rechte Hälfte zerlegte, oder endlich, es wurde zuerst die im Schnitt 21 verborgene Teilungswand parallel zur Schnittfläche der gezeichneten Präparate gebildet, welche in der Urmutterzelle eine obere und eine untere Teilzelle entstehen ließ. Die erste Möglichkeit ist ausgeschlossen, da in allen Schnitten die in der Richtung a b liegenden Wände nicht eine einheitliche Fläche bilden, sondern gegeneinander längs der Wand c d versetzt sind. Die in der Richtung a b liegenden

Wände müssen jünger sein als c d. Es bleibt also nur noch zu entscheiden, ob die Teilungswand der Etagen oder die Wand c d die ältere ist. Wenn man nun den Gesamtumriß der in den Fig. 22, 23 und 24 dargestellten vier Zellen der oberen Etage vergleicht mit dem Gesamtumriß der vier unteren Zellen, welche durch die Fig. 18, 19 und 20 repräsentiert sind, so erkennt man leicht, daß die Gesamtform des Komplexes an der Teilungswand zwischen den Etagen eine plötzliche Änderung erfährt. Zeichnet man auf Pauspapier die Zellwände der Fig. 20, so läßt sich diese Skizze so auf die Fig. 21 legen, daß sich die Umrisse der einzelnen Zellen nahezu decken. Versucht man das gleiche mit einer von Fig. 22 genommenen Pause, so zeigt sich, daß die Konturen der Zellen sich nicht zur Deckung bringen lassen. Legt man die von Fig. 22 genommene Pause so auf die Fig. 21, daß die Umrißlinien der Gesamtfiguren einigermaßen zusammenstimmen, so zeigt sich die Wand c d der Fig. 22 gegen die Wand c d in der Fig. 21 um ein beträchtliches Stück verschoben. Ja man erkennt wohl auch ohne das Pauspapier, daß in der Fig. 21 die beiden linken Zellen breiter, die beiden rechten Zellen schmäler sind als die gleich liegenden Zellen der Fig. 22. Das bedeutet also in räumlicher Vorstellung, daß die Zellwand c d der unteren Etage gegen die Zellwand c d der oberen Etage längs der Etagenteilungswand versetzt ist. Damit ist dann der Nachweis gegeben, daß die Wand c d aus zwei nicht in eine Fläche geordneten Teilen besteht, daß also diese Wand nicht die erste Teilungswand der Urmutterzelle gewesen sein kann, sondern daß ihre Teile erst nach der Anlage der Etagenteilungswand gebildet wurden. Wir haben damit die Zellteilungsfolge in unserem achtzelligen Komplex völlig klargelegt. Die Urmutterzelle teilte sich zuerst in eine obere und eine untere Zelle. In jeder dieser beiden Großmutterzellen entstand eine Teilungswand in der Richtung c d, so daß also in jeder Etage eine linke und eine rechte Mutterzelle gebildet wurde. Die vier Mutterzellen teilten sich dann gleichsinnig durch eine Wand in der Richtung a b in eine vordere und in eine hintere Tochterzelle.

Wir haben also in dem gegenwärtigen Zustande des Zellkomplexes acht gleichaltrige Zellen; die in der unteren Etage mögen nach der Bezeichnungsweise der Fig. 19 als Zelle 1—4, die in der oberen Etage nach der Angabe der Fig. 22 als Zelle 5—8 unterschieden werden. Da die Zellteilungswände immer senkrecht zur Achse der Kernfigur entstehen, so können wir aus der Zellteilungsfolge auch die Lage der Kernspindeln in den einzelnen Teilungsschritten entnehmen. Die Kernspindel der Urmutterzelle stand senkrecht. In den Großmutterzellen lagen die

Spindeln horizontal, ihre Achsen also rechtwinkelig zur Richtung der Kernachse der Mutterzelle. Auch bei der Teilung der Mutterzellen lagen die Spindeln horizontal, aber während die Achse der vorhergehenden Teilungsfigur in der Horizontalebene von rechts nach links orientiert war, lagen die Mutterzellspindeln, von vorne nach hinten gerichtet, also wiederum rechtwinkelig gekreuzt zur Lage der vorhergehenden Teilungsfigur. Beachten wir nun das Verhalten der Tochterzellen, so ergibt sich das gleiche. Zelle 1 und 2 der unteren Etage sind Schwesterzellen. Die Spindel bei der Teilung ihrer Mutterzelle lag horizontal von vorne nach hinten gerichtet, also parallel c—d. In beiden Tochterzellen liegen die Spindeln ebenfalls horizontal, aber von rechts nach links gerichtet, also rechtwinkelig gekreuzt mit der Mutterzellspindel. Genau so verhalten sich die Zellen 3 und 4. In der oberen Etage sind die Zellen 5 und 6 und die Zellen 7 und 8 Schwestern, in deren Mutterzellen die Kernspindel horizontal von vorne nach hinten gerichtet war. Die Achsen der Kernfiguren in 5 und 8 sind, wie diejenigen der Zellen 1—4, horizontal von rechts nach links mit der Mutterkernachse gekreuzt. In Zelle 6 und 7 stehen die Achsen senkrecht, also ebenfalls rechtwinkelig gekreuzt zur Achse des betreffenden Mutterzellkerns. Gesetzmäßig folgen also hier die Kernteilungen in der Weise aufeinander, daß die Achsen der Kernteilungsfiguren zur Achse des relativen Mutterkerns gekreuzt stehen. Daß die Richtung, in welcher die Kernspindel sich im einzelnen Falle entfaltet, nicht von der Gestaltung der Oberfläche des Gesamtkomplexes abhängig ist, beweist, wie bereits erwähnt, das gänzliche Fehlen der nach der Sachs'schen Regel zu erwartenden gesetzmäßigen Anordnung der Antiklinen und Periklinen. Ganz ohne einen Einfluß von außen erfolgte aber deswegen doch das Wachstum hier nicht. Sicherlich stehen die wachsenden Zellen des sporogenen Zellkomplexes unter einem Druck, der durch die Sporangienwand ausgeübt wird und der zur teilweisen Deformierung der einzelnen, im Jugendzustand gewiß sehr plastischen Zellen führen muß. Man erkennt diesen Einfluß auch besonders an den oberflächlich gelegenen Zellen des sporogenen Komplexes und auch im Innern des Komplexes an den Abweichungen von der regelmäßigen kubischen Gestalt und an dem nachträglichen Auftreten schiefer Winkel im Ansatz der Wände. Wenn trotzdem bei weiterschreitender Zellteilung immer die Regelmäßigkeit der Anordnung wieder hervortritt, so kann dafür nur eine innere Ursache wirksam sein, eben die ererbte Polarität der Zellkerne, welche die Anordnung der Spindel beim nächsten Teilungsschritt beherrscht. Daß übrigens die Gestalt, welche die unter dem Druck der Sporangienwand heranwachsende Zelle angenommen hat,

nicht die Lage der Kernfigur bestimmt, ergibt sich in vielen Fällen daraus, daß die Kernachse nicht, wie es ja im allgemeinen der Regel nach sein wird, in der Richtung des längsten Durchmessers liegt. In Zelle 3 der Fig. 19 z. B. müßte sonst die Kernfigur um 90° gedreht in der Ebene liegen. Und schließlich zeigt auch die Kernfigur bei ihrem ersten Auftreten, also bei dem in Fig. 18—25 gezeichneten Stadium, noch gar nicht die genau rechtwinkelige Orientierung zu der Mutterzellwand, die wir später auftreten sehen. Man vergleiche z. B. die Lage der Kernfigur in Zelle 3 der Fig. 18—20. Bisweilen ist selbst die Kernplatte, wie z. B. in Zelle 4 der Figuren 19 und 20, deutlich windschief verdreht. Wir können diese geringen Abweichungen von der regelmäßigen Lage ebenso wie bei den Antheridienfäden von Chara entweder dadurch erklären, daß die Fixierung der Pole am Tochterkern überhaupt nicht mit der vollen mathematischen Genauigkeit erfolgt, oder dadurch, daß bei dem unter dem Druck der Sporangienwand erfolgenden Wachstum der einzelnen Zelle, Protoplasma und Zellkern um ein Geringes aus ihrer ursprünglichen Lage verschoben werden. Die geringen Variationen müßten aber, wenn die Lage der auftretenden Teilungswand allein von der Lage des Kerns abhängig wäre, eine merkliche Störung der Regelmäßigkeit der Wandstellung zur Folge haben. Dort tritt nun aber — und das ist der hauptsächlichste Schluß, den wir aus der Untersuchung dieses Materials ableiten können — der zweite Faktor in Wirksamkeit. Wenn die Kerntonne gebildet worden ist, und wenn als ein deutliches Anzeichen der organischen Trennung der beiden Zellen die Körnchenlinie in der Äquatorialebene sichtbar geworden ist, so sind dadurch, daß die Zellkörper ihre den Plateau'schen Regeln entsprechende Gleichgewichtslage angenommen haben, bereits die kleinen Unregelmäßigkeiten in der Lage der Kernfigur bei ihrem ersten Auftreten ausgeglichen worden, und die neue Wand fixiert, indem sie sich in dieser Gleichgewichtslage an die Mutterzellwand anschließt, für kurze Zeit die Regelmäßigkeit, bis durch die Wachstumsvorgänge neue Verschiebungen erfolgen. Vergleicht man die Lage der entstehenden Querwände in dem in Fig. 26 gezeichneten Zellkomplex, so zeigt sich überall da, wo der Schnitt die Zellen median und die Kernfiguren längs getroffen hat, daß in dem dort vorliegenden Stadium des Kernteilungsprozesses der Ausgleich der kleinen Unregelmäßigkeiten bereits stattgefunden hat, welche die Lagerung der Kernfiguren in den Zellen der Fig. 25 und in der durch Fig. 18–24 repräsentierten Zellgruppe aufweist. Die sich bildenden Wände sind hier genau der Gleichgewichtslage entsprechend senkrecht zu den Mutterzellwänden gestellt. In der oberen Hälfte der Fig. 26 sind einige Kern-

figuren schief durchschnitten, was, wie die Zellform ergibt, damit zusammenhängt, daß die betreffenden Zellen durch den modellierenden Einfluß der Sporangienwand deformiert wurden. Übrigens zeigt in seinen regelmäßigen Partien auch dieser Schnitt wieder deutlich, daß die Schwesterkernfiguren gekreuzt sind mit der Richtung, in der vorher die Kernfigur der gemeinsamen Mutterzelle entwickelt war. Ich will indessen auf die Diskussion dieses Spezialfalles nicht weiter eingehen, um die Darstellung nicht zu sehr mit Einzelheiten zu belasten, glaube auch, daß in der der Natur möglichst getreu nachgezeichneten Figur die Verhältnisse klar genug liegen, um ohne spezielle Erläuterung verstanden zu werden.

Um dem Leser, der mir bis hieher durch alle mitgeteilten Einzelheiten gefolgt ist, die Übersicht über den Gedankengang zu erhalten, will ich zum Abschluß dieses Abschnittes noch einmal in kurzen Zügen die Hauptschlußfolgerungen rekapitulieren.

Nachdem ich im ersten Abschnitt der Arbeit gezeigt hatte, daß theoretisch die relative Häufigkeit einer den Plateau'schen Regeln entsprechenden Stellung der Teilungswand aus den molekularphysikalischen Verhältnissen in der sich teilenden Zelle ursächlich erklärt werden kann, lag es mir daran, im zweiten Abschnitt die Beziehungen des Zellkerns zu der Wandstellung klarzulegen. An dem Beispiel der Kernteilungen in der Basidie gewisser Basidiomyceten und in den Sporenmutterzellen gewisser Gefäßpflanzen ließ sich zeigen, daß die Tochterkerne eine bestimmte Orientierung zu der Achse des Mutterkerns durch ihre gegenseitige Lage und durch die Richtung der Kernachse bei der nächstfolgenden Karyokinese auch dann schon aufweisen, wenn überhaupt keine oder doch noch keine mit Zellwandbildung verbundene Zellteilung erfolgt. Eine Erklärung kann dafür nur darin gefunden werden, daß die Tochterkerne mit einer bestimmten Polarität aus dem Teilungsprozeß des Mutterkerns hervorgehen. Es liegt der Schluß nahe, daß diese Polarität des Tochterkerns auch dann vorhanden ist, wenn der Kernteilung jedesmal eine Zellteilung mit Zwischenwandbildung unmittelbar folgt. Um die Berechtigung des Schlusses wenigstens in einigen Fällen wahrscheinlich zu machen, ist zunächst zu konstatieren, zu welchem Zeitpunkt der zweite Faktor, die Oberflächenspannung der Berührungsflächen der beiden Tochterzellen seine Wirkung ausübt. Bei dem ersten Auftreten der Kernteilungsfigur ist die Wirkung dieses Faktors noch nicht zu spüren. Die Kernfiguren in den Fadenzellen der Charaantheridien stehen vor der Anlage der Querwand schief, erst wenn die erste Andeutung der Querwandbildung sich zeigt, ist die Kernfigur der Gleich-

gewichtslage entsprechend orientiert. Auch in dem sporogenen Zellkomplex von Botrychium stehen die Kernfiguren anfangs oft schief zur Wand der Mutterzelle, erst später, wenn die Teilungswand angelegt wird, ist die Äquatorialebene der Kernfigur in der Gleichgewichtslage. Abgesehen aber von der geringen Abweichung von der rechtwinkeligen Lage, welche später ausgeglichen wird, treten die Kernspindeln der Tochterzellen, wie aus der Entstehungsfolge der Zellwände in den genetisch zusammengehörigen Komplexen und aus der gegenseitigen Lage der Kernfigur in Schwesterzellen mit Sicherheit folgt, stets so auf, daß ihre Achse zur Achse der Mutterkernfigur gekreuzt liegt. Daß diese innere Ursache, nicht aber die Oberflächengestaltung des ganzen Komplexes die regelmäßige Zellteilungsfolge und die regelmäßige Gestalt der Zellgruppen bedingt, geht außerdem noch daraus hervor, daß in dem sporogenen Zellgewebe eine der Oberflächengestalt entsprechende regelmäßige Anordnung von antiklinen und periklinen Wänden nicht vorhanden ist. Vielmehr treten im Innern des Komplexes trotz der Deformationen, die der modellierende Einfluß der Sporangienwand den peripherisch gelegenen Zellen aufzwingt, infolge der regelmäßigen gegenseitigen Lage der aufeinanderfolgenden Kernfiguren immer wieder regelmäßige annähernd kubische Zellgruppen hervor. Für die untersuchten Fälle ergibt sich daraus das Gesetz:

Die Lage, in welcher die Kernfigur in einer sich teilenden Zelle auftritt, wird bedingt durch die Polarität, welche der Kern bei dem vorhergehenden Teilungsschritt überkommen hat, die definitive Lage der Teilungswand ist die der Äquatorialebene der Kernfigur nächstgelegene Gleichgewichtslage, welche während einer späteren Phase des Kernteilungsvorganges infolge der Oberflächenspannung in der Berührungsfläche der beiden Tochterzellen eingenommen wird.

Daß die Wirksamkeit, welche der Oberflächenspannung in der Berührungsfläche der beiden Tochterzellen zukommt, nicht auf die betrachteten Fälle beschränkt, sondern eine allgemeine Erscheinung ist, geht aus der überaus großen Zahl von Fällen hervor, in denen, wie die Arbeiten von Sachs, Berthold, Errera und andern gezeigt haben, die Lage der neuen Zellwand der Gleichgewichtslage entspricht. Ob der Wirksamkeit der Polarität des Zellkerns eine gleich weite Verbreitung bei dem Zellteilungsvorgang zukommt, das kann nicht mit gleicher Sicherheit gefolgert werden; die Annahme, daß es der Fall sei, kann aber auch nicht als unmöglich abgewiesen werden. Unser Wissen zeigt hier eine Lücke, wir füllen sie mit Vermutungen aus, um so einen Leitfaden zu gewinnen, der die Forschung in unbekannte Gebiete führt. Wir haben

eine Hypothese vor uns, die uns vielleicht wie eine Brücke den Weg zur Erklärung einer Reihe von Beobachtungstatsachen erreichbar macht. Wir sind nicht gezwungen, diese Brücke zu beschreiten; wir können diesseits bleiben und uns bei der Erklärung beruhigen, daß unbekannte innere und äußere Ursachen neben der molekularphysikalischen Ursache die Stellung der Wand in der sich teilenden Pflanzenzelle bedingen. Wir können aber auch den Weg über die Brücke wagen und versuchen, ob wir mit der Hypothese weiterkommen, als ohne dieselbe, ob wir sie als eine mechanische Erklärung für Tatsachen verwenden können, die anders unerklärt bleiben. Nur wenn die Hypothese wirklich in dieser Richtung sich als brauchbar erweist, hat sie Existenzberechtigung, nur dann läßt sie sich als heuristisches Prinzip verwerten, und nur dann lohnt es sich, nach neuen Beobachtungstatsachen zu ihrer Stütze zu suchen. Zu zeigen, daß in der Tat die postulierte Polarität des Zellkerns geeignet ist, auf manche Tatsachen in der Entwicklung der Pflanzengewebe ein Licht zu werfen, das soll in den nächsten Abschnitten meine Aufgabe sein.

III.

Es gibt im Entwicklungsgange der Pflanzen eine Reihe von Fällen, in denen offenbar die Hypothese von der ererbten Polarität des Zellkerns nicht zur Erklärung der Lage der Kernfigur bei der Teilung herangezogen werden kann. Das sind zunächst alle diejenigen Fälle, in denen die Kernfigur bei ihrem Auftreten eine rein zufällige Lage hat, in denen also ohne Gesetzmäßigkeit die Achse des Tochterkernes bald der Mutterkernachse gleichgerichtet ist, bald in irgend einer beliebigen Ebene mit ihr unter irgend einem Winkel gekreuzt ist oder zu ihr in windschiefer Richtung verläuft. Man könnte fragen, ob nicht derartige Beispiele überhaupt gegen die Polarität des Zellkerns sprechen. Ich bin weit entfernt anzunehmen, daß die ererbte Polarität der Zellkerne eine ausnahmslose Regel im Pflanzenreiche sei. Es wird hier sein wie mit vielen anderen Dingen. Auf einem niederen Entwicklungsstadium werden die räumlichen Beziehungen der successiven Kerne noch nicht oder nur undeutlich ausgeprägt sein, bei fortschreitender Differenzierung werden allmählich gewisse Lagen des Tochterkerns gegenüber anderen bevorzugt erscheinen und aus solchen Übergangsstadien werden sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung die bestimmten räumlichen Beziehungen herausgebildet haben, die bei der großen Mehrzahl der Gewächse von Fall zu Fall die Lage der nächstfolgenden Kernfigur vorausberechenbar bestimmen und die also auch in der Gewebebildung einen wichtigen

morphogenen Faktor darstellen. Endlich wird es auch Fälle geben, in denen diese Entwicklungsstufe in der Phylogenesis der Zellkerne bereits überschritten wurde, in denen also die ursprünglichere Regelmäßigkeit durch den Einfluß anderer erblicher Eigenschaften des Zellenleibes aufgehoben oder verwischt wird. Es mögen also unter den Beispielen, die, soweit die Beobachtung reicht, eine regellose Lage der Tochterkernfiguren zur Mutterkernachse aufweisen, wohl auch solche sein, in denen die Differenzierung der Kernorganisation und die innere Ausgestaltung des Kernteilungsvorganges noch nicht bis zur Schaffung bestimmter räumlicher Beziehungen zwischen Mutter- und Tochterkern fortgeschritten sind. Aber durchaus nötig ist diese Annahme nicht, um die Hypothese von der Polarität der Kerne gegen den Einwurf zu retten; denn der polarorganisierte Kern ist ja in dem Zellplasma suspendiert und leicht verschiebbar. Nicht selten führt der Zellkern im Innern der Zellen sichtbare Bewegungen aus; jede geringste Drehung aber, die der Kern durch die Verschiebungen des ihn umhüllenden Protoplasmas erfährt, muß das räumliche Verhältnis zwischen seiner Achse und der ehemaligen Lage der Mutterkernfigur verändern und die Beziehungen zwischen beiden verwischen. Die Möglichkeit einer solchen Verschiebung des ruhenden Kerns aus seiner ursprünglichen Lage ist so groß, und ihr Eintreten bei den Wachstumsvorgängen, die meistens zwischen zwei aufeinanderfolgenden Kernteilungen sich abspielen, ist so wahrscheinlich, daß es auffällig erscheinen müßte, wenn nicht auch in denjenigen Fällen, in denen die normale Regelmäßigkeit der räumlichen Beziehungen die Polarität des Kerns bestätigt, hin und wieder Abweichungen von der Norm sich bemerkbar machen würden.

Bei der Diskussion des Verhaltens der Kernfiguren in den sporogenen Zellkomplexen bei Botrychium habe ich darauf hingewiesen, daß die erste Anlage der Kernfigur nicht selten von der zu erwartenden Querlage um ein Geringes abweicht und daß besonders in den an der Peripherie des Gesamtkomplexes gelegenen Zellen, welche eine durch den modellierenden Einfluß der Sporangienwand bedingte Deformation aufweisen, auch meistens die Kernfigur eine abweichende Stellung zeigt. In den Sporentetraden von Ophioglossum waren derartige Unregelmäßigkeiten nicht zu konstatieren, die Isolierung der Mutterzellen durch die aus dem Tapetum entstehende protoplasmatische Zwischensubstanz schließt Beeinflussungen der Zellform durch ungleichmäßigen Druck aus. In anderen Fällen aber, besonders in den Pollensäcken gewisser Angiospermen, in denen die Mutterzellen nicht in solcher Weise gegen Deformation geschützt sind, treten Abweichungen von der Regel nicht selten

auf. Der erste, der auf solche Unregelmäßigkeiten bei der Tetradenbildung aufmerksam machte, war wohl Goebel[1], der in seinen Untersuchungen zur Embryologie der Archegoniaten einige abnorme Pollentetraden von Neottia Nidus avis abgebildet und ähnliche Abweichungen von der Regel auch für Thypha latifolia angegeben hat. Goebel weist darauf hin, daß die von ihm beobachteten Fälle trotz der Abnormität in der gegenseitigen Lagerung der Tetradenzellen der von Sachs aufgedeckten Regel der rechtwinkeligen Schneidung entsprechen. Später hat Wille[2] Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen veröffentlicht und darin in einem besonderen Kapitel, welches die Überschrift: „Die rechtwinkeligen Schneidungen“ trägt, eine Anzahl von Fällen mitgeteilt, in denen die Wände, durch welche die Pollenmutterzellen in die Spezialmutterzellen der Pollenkörner geteilt werden, unregelmäßig angeordnet sind. Insbesondere führt er solche Beispiele an, die dem Gesetze der rechtwinkeligen Schneidung nicht unterworfen sind. Die Erklärung, welche Wille für das Zustandekommen der Zellwandstellung gibt, besitzt den Mangel, daß sie nur auf die abnormen Fälle zugeschnitten ist, die Regelmäßigkeit der normalen Fälle aber gänzlich außer Betracht läßt. Er meint nämlich, daß die Form der Mutterzelle einen bedeutenden Einfluß übt, insofern als in einer deformierten Zelle die Kernfigur nicht nach jeder beliebigen Richtung orientiert sein kann, sondern eben in diejenige Lage sich stellt, die dem vorhandenen Raum am besten angepaßt ist. Wille denkt sich das, wenn ich ihn recht verstehe, so, daß der Kern die Fähigkeit hat, sich in jeder beliebigen Richtung zu teilen, daß aber, im Falle die Raumverhältnisse nicht allseitig gleich günstige sind, der Kern oder das den Teilungsvorgang beeinflussende Zellplasma selbstregulatorisch diejenige Teilungsrichtung wählt, in welcher die Teilungsfigur am besten Raum findet. Dieselbe Vermutung über das Zustandekommen der gesetzmäßigen Stellung der Kernfigur ist ja auch von andern ausgesprochen worden. O. Hertwig[3] bezeichnet es geradezu als ein Gesetz, daß die beiden Pole der Teilungsfigur bei der Karyokinese in der Richtung der größten Plasmaansammlung zu liegen kommen. Für die Pflanzenzellen kann dieses Gesetz aber nur eine beschränkte Geltung haben, wie schon aus den oben für Charazellen zitierten Angaben Debskis, aus der Betrachtung der Kernteilung in Cambiumzellen und in vielen

[1] Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2 Heft 3, 1880. p. 437.

[2] Christiania Videnskabs-Selskabs Forhandlingar 1886. No. 5. (Deutsche Übersetzung von C. Müller berol. 1886.)

[3] Die Zelle und die Gewebe. 1893.

ähnlichen Beispielen hervorgeht. Ein zwingender Grund, den geheimnisvollen Einfluß der Massenverteilung des Protoplasmas auf die Teilungsrichtung des Kerns zur Erklärung der von Wille beobachteten abnormen Wandstellungen in den Pollenmutterzellen heranzuziehen, liegt jedenfalls nicht vor. Ausnahmslos zeigen die von Wille in seiner Arbeit abgebildeten schiefwinkelig geteilten Pollenmutterzellen von Fuchsia, Orchis Epipactis, Potamogeton, Prunus eine deutliche, zum Teil sehr beträchtliche Abweichung von der Kugelform. Der Umfang ist hier wie überall „ein Ausdruck, eine Funktion des Wachstums des ganzen Organs“ [1]. War das Wachstum kein allseitig gleichmäßiges, so muß auch die Bewegung des Plasmas und mit ihm die der ruhenden Kerne oder der Teilungsfiguren eine ungleichmäßige gewesen sein. Dementsprechend finden wir die Lage der letzten und damit auch die Lage der Zellwände von der Norm abweichend. Wille hat keine entwicklungsgeschichtlichen Angaben über das Zustandekommen schiefgeteilter Pollenmutterzellen gemacht. Es ist wohl möglich, daß die schiefe Stellung der Wände erst durch nachträgliche Deformationen während der Pollenentwicklung erreicht worden ist, wenn auch nicht in Abrede genommen werden kann, daß ein schiefwinkeliger Wandansatz auch bei der ersten Anlage der Wand zustande kommen kann, dann nämlich, wenn die Konsistenz des Protoplasmas, die Größe seiner Adhäsion an die Zellwand die Ausgleichsbewegungen hindert, durch welche die Überführung der Äquatorialebene einer schieforientierten Kernfigur in die Gleichgewichtslage normalerweise bewirkt wird.

Wille hat in seiner Arbeit noch über andere Unregelmäßigkeiten bei der Teilung von Pollenmutterzellen berichtet, welche dadurch zustande kommen, daß mehr als vier Tochterzellen entstehen oder daß die gebildeten Tochterkerne und Tochterzellen von ungleicher Größe sind und sich auch hinsichtlich ihrer Weiterentwicklung verschieden verhalten. Diese und ähnliche Abnormitäten, welche in neuerer Zeit verschiedentlich beobachtet und mit verbesserten Methoden von Juel [2], Mottier [2] und andern eingehender studiert worden sind, berühren das uns hier beschäftigende Problem nicht. Ich rechne sie zu jenen Fällen, in denen die ursprünglich vorhandene Beziehung zwischen der Lage der Mutterkernachse und der Teilungsrichtung der Tochterzellen durch fortschreitende Entwicklung unter dem Einfluß neuerworbener Eigenschaften verwischt worden ist.

[1] Goebel a. a. O. p. 443. Vergl. auch Goebel, Organographie. p. 795.
[2] Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXX. 1897.

Ich glaube gezeigt zu haben, daß diejenigen Fälle, in denen Kernfiguren anscheinend ohne Regel und rein zufällig zur Richtung der Mutterkernachse orientiert sind, keineswegs die Annahme einer Polarität der Kerne a priori ausschließen. Die Möglichkeit einer Verschiebung des polarisierten Kerns aus seiner ersten Lage läßt auch solche Fälle mit der Hypothese in Einklang bringen. Die Ursachen einer solchen Verschiebung können offenbar sehr verschiedene sein. Wo ein intensives Wachstum des Protoplasmas stattfindet, können die damit verknüpften Umlagerungen den Grund bilden, besonders die Entstehung von Vakuolen oder geformten Einschlüssen des Protoplasmas werden eine Verrückung der Kernlage herbeiführen müssen. Und wenn das Wachstum der Zelle vorwiegend oder ausschließlich in einer Richtung stattfindet, so mag dadurch auch eine bestimmte Orientierung der auftretenden Kernfigur zu der Wachstumsrichtung bedingt werden. Ähnlich können mechanischer Druck oder Zug von außen, welche die Zelle vorübergehend oder dauernd deformieren, die Kernfigur während ihrer Entstehung in eine Lage zwingen, die zu der Richtung des Zuges oder Druckes eine bestimmte Orientierung aufweist. Endlich müssen auch alle jene Reize, welche im Protoplasma Bewegungen auslösen können, wie einseitige Beleuchtung, einseitige Sauerstoffzufuhr, Verwundung von Nachbarzellen usw. die Lage des Kerns und die Orientierung der sich bildenden Teilungsfigur beeinflussen. Diese Erwägungen scheinen nun die Erklärung zu bieten für eine Anzahl von Experimenten, durch die es gelang, die Orientierung der Teilungswand durch Einwirkung von außen zu bestimmen.

Stahl[1] hat gezeigt, daß in den keimenden Sporen von verschiedenen Equisetumarten die Achse der Kernspindel sich in die Richtung des einfallenden Lichtes stellt und daß die auftretende Teilungswand dementsprechend senkrecht zum Lichtstrahl steht. Die beiden Zellen sind normalerweise von ungleicher Größe, die dem Licht zugewendete größere Tochterzelle stellt die erste Prothalliumzelle dar, die kleinere bikonvexe Zelle an der Schattenseite der Spore wächst zu einem Rhizoid aus. Stahl schließt aus diesem Versuchsergebnis: „Durch den Strahlengang wird die Prothalliumachse in der vorher indifferenten Spore bestimmt, wahrscheinlich in der Art, daß die vorher um den Mittelpunkt der Spore gleichmäßig verteilten Plasma- und Kernbestandteile unter dem Einfluß des Lichtes eine Sonderung und bestimmte Verteilung erfahren.“ Dieser Auffassung widerspricht aber Stahls eigene Erfahrung, daß die Sporen auch im Dunkeln ganz normal keimen, wenn auch dabei

[1] Berichte der deutschen botan. Gesellsch. Bd. III. 1885. pag. 334.

die Lage der beiden ersten Zellen eine wechselnde und anscheinend zufällige ist. Indifferent können die Sporen also auch vor der Lichtwirkung nicht sein, ihre Polarität steht nur in keiner erkennbaren räumlichen Beziehung zu äußeren Umständen. Durch das Licht wird aber eine solche Beziehung geschaffen und es fragt sich nun, wie wir uns den Vorgang vorzustellen haben. Der Lichtreiz läßt in dem Zellenplasma der Spore Bewegungen eintreten, wie aus den von Stahl beobachteten Wanderungen der Chlorophyllkörper ersichtlich ist. Auch der Kern führt dabei Bewegungen aus. Da die an der Schattenseite gebildete Zelle viel kleiner ist als ihre Schwester, so muß die Kernfigur aus dem Zentrum der Sporenzelle gegen diese Seite hin verschoben sein. Stahl deutet in einem seiner Arbeit beigegebenen Schema auch diese exzentrische Lage der Kernspindel an. Da nun diese Stellung des Kerns in der Nähe der Schattenseite immer erreicht wird, gleichviel ob das Licht von oben, seitlich oder von unten die Zelle trifft, so muß notwendig der Kern infolge der Lichteinwirkung eine, wenn auch nur geringe Ortsbewegung ausführen. Ebensogut als er eine geradlinige Ortsbewegung erfährt, kann er aber auch eine Drehung um denjenigen Winkelbetrag ausführen, welcher nötig ist, um seine Achse in die Richtung des einfallenden Lichtes zu stellen. Bei der versteckten Polarität des anfangs kugeligen Kernes wird es wohl unmöglich sein, diese geringe Drehung, die im äußersten Falle 90° betragen würde, direkt zu beobachten. Die Möglichkeit einer solchen Drehung aber wird man nicht in Abrede nehmen können, diese Bewegung wäre gewiß nicht wunderbarer als die Wendungen und Drehungen, welche, wie wir durch Stahls Untersuchungen wissen, die Chlorophyllkörper in den Zellen des Assimilationsparenchyms von Lemna und anderen unter der Einwirkung des Lichtes ausführen.

Kolderup Rosenvinge[1] hat ähnliche Versuche mit den Oosporen verschiedener Fucaceen angestellt. Er konnte konstatieren, daß auch bei diesen Objekten das Licht einen Einfluß auf die Richtung der ersten Teilungswand hat. Diese Versuchsergebnisse sind später von Winkler[2] teilweise bestätigt, berichtigt und erweitert worden. Besonders interessant ist Winklers Konstatierung, daß den befruchteten Eiern von Cystosira barbata durch eine mindestens vierstündige, einseitige Belichtung eine Polarität aufgeprägt wird, von der äußerlich nicht das Geringste wahrzunehmen ist, die aber, ganz gleich unter welchen,

[1] Revue générale de Botanique. T I. 1889. p. 53.
[2] Berichte der deutschen botan. Gesellsch. 1900. p. 297.

wenn nur überhaupt der Keimung günstigen Bedingungen, bei dem Auftreten der Kernfigur sichtbar hervortritt. Diese Versuchsergebnisse haben bei den verschiedenen Autoren eine verschiedene Deutung erfahren. Kolderup Rosenvinge nahm an, daß die Oospore der Fucaceen im Ruhestadium vollständig isotrop ist, also keinerlei Strukturunregelmäßigkeiten aufweist, aus denen sich die nachträglich hervortretende Polarität ableiten läßt. Insbesondere betont er, daß die Polarität, welche das Ei im Oogonium im Hinblick auf die Anordnung zur Achse des Oogoniums und zu den Schwesterzellen besitzt und welche in manchen Fällen auch durch die birnförmige oder sonstwie bipolare Gestalt der jungen Eizelle zum Ausdruck kommt, bei dem Übergang in das Ruhestadium, in dem das Ei Kugelgestalt annimmt, völlig verloren geht und daß die bei der Keimung auftretende Polarität zu der ehemals vorhandenen in keiner räumlichen Beziehung steht. Die Begründung für diesen Satz glaubt er in dem Verhalten der Keimlinge von Pelvetia canaliculata gefunden zu haben, deren Oogonium nur zwei Oosporen enthält, welche bei der ersten Zellteilung des Keimungsprozesses noch in ihrer gegenseitigen Lage im Oogonium verharren. Er kultivierte solche im Oogonium eingeschlossene Eier in verschiedener Weise hell und dunkel und konstatierte, daß hier in keinem Falle irgend eine räumliche Beziehung der an der keimenden Oospore auftretenden Polarität zu der Lage der Oosporen in dem Oogonium erkennbar ist. Die Zusammenfassung seiner hieraus abgeleiteten Schlußfolgerungen lautet: Il faut donc admettre que la polarité de l'oeuf quand il était encore en continuité avec la plante mère est supprimée au moment où, en se contractant, l'oeuf prend une structure concentrique.

Par la germination, la structure devient de nouveau polaire ; mais cette nouvelle polarité n'est pas en rapport avec celle que l'oeuf avait avant la contraction. Il en est probablement de même pour les autres espèces de Fucacées.

Immédiatement avant la germination, l'oeuf peut être comparé à un corps qui est en équilibre instable. Si les influences extérieures sont exclues, des petites irrégularités accidentelles de la structure concentrique doivent suffire pour troubler l'équilibre, et peuvent alors parvenir à déterminer la polarité."

Diese Schlußfolgerung enthält im Grunde genommen einen Widerspruch in sich selbst. Man hat sich mit Kolderup Rosenvinge zunächst die Oospore vor der Keimung als einen durchaus regelmäßig gebauten konzentrischen Körper vorzustellen, der nach keiner Richtung hin in seiner Organisation eine Verschiedenheit aufweist. Erst durch

den Einfluß äußerer Verhältnisse wird das labile Gleichgewicht zwischen den Teilen gestört und dadurch die konzentrische Struktur in eine bipolare umgewandelt. Bleibt nun aber der Einfluß der äußeren Verhältnisse ausgeschlossen, so sollen zufällige Unregelmäßigkeiten in der konzentrischen Struktur die Umwandlung der konzentrischen Organisation in eine bipolare herbeiführen. Es ist doch nicht einzusehen, woher diese von der Außenwelt unabhängigen Unregelmäßigkeiten kommen könnten, wenn sie nicht schon von Anfang an in der Struktur vorhanden wären. Wenn aber solche Unregelmäßigkeiten, gleichviel ob groß oder klein, in der Struktur immer vorhanden sind — und es unterliegt bei dem Ausfall der Kulturen unter Ausschluß der Einwirkung äußerer Faktoren keinem Zweifel, daß sie stets vorhanden sein müssen —, so ist auch die Oospore im ruhenden Zustande anisotrop, sie besitzt in der exzentrisch gelegenen Unregelmäßigkeit eine polare Organisation und ihre Polarität ist eine aus den vorhergehenden Entwicklungsschritten übernommene Eigenschaft. Es bleibt nur die Tatsache bestehen, daß die Orientierung der Pole, welche bei der Keimung unter Ausschluß der äußeren Umstände sichtbar wird, bei Pelvetia canaliculata wenigstens in keiner regelmäßigen räumlichen Beziehung steht zu der Orientierung, welche die Zelle in dem Oogonium hat.

Winkler diskutiert beide möglichen Ansichten über die Beschaffenheit der ruhenden Oospore, ohne aus den bisher bekannten Tatsachen eine Entscheidung pro oder contra ableiten zu können. Er zeigt, daß, im Falle das Ei isotrop ist, nicht daran gedacht werden könne, die durch das Licht erfolgende Polarisation zu der Assimilation der zahlreichen Chromatophoren des Eies in Beziehung zu setzen, da auch bei Kultur im kohlensäurefreien Raum die erste Kernspindel der Oogonien dem Gange der Lichtstrahlen parallel steht. Unter der Voraussetzung, daß dem Ei von Anfang an schon ein polarer, äußerlich nicht erkennbarer Bau zukäme, meint er, sei es naheliegend, „daß die Achse dieses ursprünglich polaren Eibaues zusammenfiele mit der Längsachse des unreif birnförmigen Eies.“ Darüber geben indes die bis jetzt vorliegenden Beobachtungen noch keinen Aufschluß.

Resümieren wir kurz aus allen Versuchen die wirklich feststehenden Tatsachen, so ergibt sich, daß die befruchteten Eier verschiedener Fucaceen ihre erste Kernteilungsfigur in der Richtung der Lichtstrahlen orientieren, daß bei Kultur unter Ausschluß des Lichtes die Kernfigur jede beliebige Lage einnehmen kann, daß die Lage dieser Kernfigur wenigstens bei Pelvetia canaliculata in keiner räumlichen Beziehung steht zu der Polarität der Eizelle vor der Befruchtung und daß die Eier

von Cystosira barbata nach vierstündiger Belichtung eine bestimmt orientierte Polarität besitzen, ohne daß davon das Geringste sichtbar ist.

Mit der Annahme eines polar gebauten Zellkerns scheinen mir alle diese Tatsachen auf das Schönste vereinbar, und Winklers Erfahrung mit den vorübergehend belichteten Eiern von Cystosira barbata ist insofern eine Stütze dieser Annahme, als sie zeigt, daß eine vorhandene und physiologisch nachweisbare Organisation nicht an eine mit unseren Hilfsmitteln wahrnehmbare Strukturverschiedenheit gebunden zu sein braucht. Der polargebaute Kern der Eizellen wird wie der Kern der Equisetumsporen durch den Lichtreiz in seiner Lage bestimmt, bleibt dieser Reiz aus, so behält der Kern die Lage, in welcher er aus den vorhergehenden Entwicklungserscheinungen hervorgegangen ist. Die Lage der Kernachse steht in dem unbefruchteten Ei zu der Mutterkernachse und damit auch zu der Achse des Oogoniums in einer bestimmten räumlichen Beziehung. Daraus ergibt sich aber durchaus nicht die von Kolderup Rosenvinge und auch von Winkler gestellte Forderung, daß diese räumliche Beziehung auch noch bei dem Keimling vorhanden sein muß, denn durch die mit dem Befruchtungsvorgang verbundenen Veränderungen und Umlagerungen der Kernsubstanz muß die Lage der im Kern fixierten Polarität eine Veränderung erfahren, die zu der vorherigen Orientierung des Eikerns in keiner Beziehung mehr steht, vielleicht aber beeinflußt wird durch die Richtung, in welcher der Kern des Spermatozoids an den Eikern herantritt.

Daß die Kopulationsrichtung für die Orientierung der Polarität der Oospore von Bedeutung sein könne, gibt auch Winkler mit einem Hinweis auf das von Roux konstatierte Verhalten des Froscheies zu, er will aber damit nicht die zufällig erscheinende Lage der Polarität bei der unter Ausschluß des Lichtes erfolgenden Keimung erklären. Er macht vielmehr darauf aufmerksam, daß unter bestimmten, nicht gerade wahrscheinlichen Voraussetzungen diese Beziehung zu einer Erklärung der richtenden Wirkung des Lichtes herangezogen werden könnte. Unter den Voraussetzungen nämlich, daß die Kernverschmelzung erst kurz vor der Keimung erfolge und daß das heliotaktisch empfindliche Spermatozoid sich dem Eikern von der Schattenseite nähern müsse. Dieser umständlichen Erklärung der Reizwirkung des Lichtes bedarf es meines Erachtens nicht, da das Verhalten der Equisetumsporen beweist, daß die Einrichtung der Kernspindel durch das Licht auch ohne Mitwirkung eines lichtempfindlichen Spermatozoids vor sich geht.

Bieten die hier erörterten Fälle, in denen die Richtung der Kernfigur vom Lichte abhängig, ohne Lichtwirkung aber eine scheinbar rein

zufällige ist, auch keinen zwingenden Grund zur Annahme eines polarorganisierten Kerns, so sprechen die Beobachtungstatsachen doch auch nicht im mindesten gegen eine solche Hypothese. Ungezwungener als die Schlußfolgerung von Kolderup Rosenvinge, daß die im Oogonium vorhandene Polarität des befruchteten Eies bei Eintritt des Ruhestadiums vollkommen verschwindet und daß eine neue von der ehemaligen gänzlich unabhängige polare Organisation bei der Keimung entsteht, scheint mir den Tatsachen die Erklärung zu entsprechen, daß die Oospore jederzeit in der Polarität ihres Zellkerns eine polare Organisation besitzt, die im Ruhestadium für uns nicht wahrnehmbar, bei der Keimung bereits in der Anlage der ersten Teilungswand oder eigentlich schon bei dem ersten Auftreten der Kernfigur sichtbar hervortritt. Der Einfluß der äußeren Faktoren schafft nicht erst die Polarität, er setzt sie nur in räumliche Beziehung zu der Richtung seiner Wirksamkeit, indem er als Reiz wirkend bestimmte Umlagerungen des Protoplasmas und seiner Einschlüsse, speziell des Zellkerns veranlaßt.

Daß mechanische Einwirkung auf die Zelle, ungleichmäßiger Zug oder Druck eine Verschiebung der Teile des Inhaltes aus der ursprünglichen Lage herbeiführen und dadurch die räumliche Beziehung der Achsen der aufeinanderfolgenden Kerngenerationen verwischen können, habe ich bereits weiter oben bei der Erwähnung der deformierten Randzellen in dem sporogenen Gewebe von Botrychium und bei der Besprechung der von Goebel und von Wille beschriebenen abnormen Tetradenteilungen erörtert. Wir mußten uns dort damit begnügen, die Wirksamkeit der Zug- und Druckkräfte aus der Deformation der Zellen zu folgern, und eine genauere Beobachtung der Richtung, in welcher diese mechanischen Einwirkungen die Kernachse von ihrer ursprünglichen Lage ablenken, war unmöglich, weil die im Innern der Gewebekomplexe vorhandenen Druckschwankungen für uns im einzelnen unkontrollierbar sind.

Durch elegante Versuchsanstellung ist es Kny[1] gelungen, Zellen, welche in Teilung begriffen sind, einem äußeren Zug oder Druck auszusetzen und dadurch gewisse Beziehungen zwischen der Richtung jener äußeren Kräfte und der Richtung der entstehenden Teilungswand in einer Reihe von Fällen aufzudecken. Kny setzte keimfähige Sporen von Equiseten zwischen zwei Spiegelglasplatten unter hohen Druck, so daß ein Teil der Sporen direkt zerquetscht wurde. Die intakt gebliebenen

[1] Kny, Über Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen. Erste Mitteilung: Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 1896. p. 378, und zweite Mitteilung: Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XXXVII. 1902. p. 55.

Sporen wurden in ihrer Drucklage, in übrigens günstigen Keimungsbedingungen, einseitiger Beleuchtung senkrecht zu der Fläche der Glasplatten ausgesetzt. Es zeigte sich nach einiger Zeit, daß in den meisten Sporen eine Kernteilung stattgefunden hatte. Die Tochterkerne lagen aber nicht, wie nach Stahls oben mitgeteiltem Versuche zu erwarten gewesen wäre, ausnahmslos in der Richtung des einfallenden Lichtes hintereinander, sondern bei etwa der Hälfte der gekeimten Sporen genau oder annähernd nebeneinander. Es ergab sich also, daß die Kernspindel durch den einseitigen Druck aus ihrer normalen Lage zum Licht in eine Querlage gezwungen worden war. Dasselbe Resultat ergaben Versuche, welche teils von Kny selber, teils von Nordhausen auf Knys Veranlassung mit anderen einzelligen Objekten, Sporen von Osmunda, Eiern von Fucus in gleicher Weise angestellt waren. Hier traten zwischen den Kernen auch Teilungswände auf, die bei dem ersterwähnten Versuch von Kny noch nicht gebildet waren.

Wie im Einzelnen der Vorgang der Umlagerung der Kernfigur sich abspielte, das läßt sich aus den Angaben Knys über die erwähnten Experimente nicht ersehen. Es wäre denkbar, daß die Kernspindel ursprünglich in ihrer normalen Lage zum Licht angelegt wird und erst nachträglich durch den in der Richtung ihrer größten Ausdehnung bestehenden Raummangel passiv seitlich verschoben wird, oder es kann der einseitige Druck ähnlich wie einseitige Beleuchtung einen richtenden Reiz ausüben, der den vom Lichte ausgehenden Orientierungsreiz überwindet.

Die Wirkung des Zuges auf die einzelne sich teilende Zelle studierte Kny in einer Serie von Versuchen an den Zellen des Gewebes der Kartoffelknolle. Es ist bekannt, daß bei jeder Verletzung der Kartoffelknolle die der Wundfläche benachbarten unverletzten Zellen ein Periderm als Wundverschluß bilden, indem in ihnen perikline Wände auftreten. Kny stellte nun zuerst durch Versuche fest, daß die Richtung dieser Zellwände nicht durch den vermehrten Sauerstoffzufluß von der Wundfläche her bedingt wird. Da die Wände stets parallel zu jeder beliebigen Wundfläche auftreten, so können auch nicht innere durch Erblichkeit fixierte Ursachen ihre Richtung bestimmen. Ebenso läßt sich experimentell nachweisen, daß weder einseitige Beleuchtung, noch strahlende Wärme, noch die Schwerkraft ihre Stellung beeinflussen. Er kam so zu der Annahme, daß mechanische Momente maßgebend seien, daß die einseitige Aufhebung des Gewebedruckes an der Wundfläche der ausschlaggebende Faktor sei. Wenn das aber zutrifft, so argumentiert Kny, „so müßte die Richtung der Teilungswände sich entsprechend ändern, wenn man die Initialzellen

einem Zuge parallel zur Wundfläche aussetzt." In der Tat zeigte sich, daß in Versuchen, bei denen die Oberflächenzellen eines Gewebestreifens der Kartoffelknolle durch Biegung des Streifens oder in anderer Weise unter starker Spannung gedehnt waren, reichlich antikline Wände in den Zellen gebildet wurden.

Die cytologischen Details hat Kny auch bei diesen Versuchsreihen nicht verfolgt. Es ist aber bei der Größe der Parenchymzellen der Kartoffel an sich wenig wahrscheinlich, daß die Deformierung der gedehnten Oberflächenzellen so weit gehen sollte, daß die Kernspindel ihre normale Stellung senkrecht zur Wundfläche aus rein mechanischen Gründen verlassen müßte. Es liegt also hier nahe, dem einseitigen Zuge eine Reizwirkung zuzuschreiben, welche die Lagerung des Zellinhaltes und insbesondere der Kernfigur reguliert.

Kny suchte aber die Deutung seiner Versuche in anderer Weise zu gewinnen. Er knüpft an die Vorstellung Hofmeisters an, wonach die Teilung der Pflanzenzelle immer quer zur Richtung des vorangegangenen größten Wachstums erfolgt. In der nicht gedehnten Wundfläche erfolgt das Wachstum der Zellen nach Knys Meinung hauptsächlich in der Richtung senkrecht zur Wundfläche, wodurch die perikline Stellung der Wände ihre Erklärung finden soll. Durch die Dehnung aber wird nach Kny den Zellen ein vorwiegendes Wachstum in der Richtung des Zuges aufgezwungen, und dementsprechend erfolgt auch die Teilung der Zellen senkrecht zur Richtung des Zuges. Wenn wirklich die Hofmeister'sche Anschauung eine allgemein gültige Regel wäre, so würde mit der Einreihung der Versuchsergebnisse in die Zahl der Fälle, welche dieser Regel entsprechen, doch noch keine ursächliche Erklärung der Beobachtungstatsachen gegeben sein.

In neuerer Zeit hat Němec[1] Knys Versuche mit Kartoffelknollen wiederholt und das Resultat derselben im ganzen Umfange bestätigt. Er weist durch direkte Beobachtung der Kernteilungsvorgänge nach, daß die Stellung der Kernfigur nicht durch die Raumverhältnisse in der Zelle bedingt ist, und zeigt ferner, daß zwischen der Wachstumsrichtung der Zellen und der Stellung der Kernfigur die der Hofmeister'schen Regel entsprechende Beziehung nicht vorhanden ist. Wir können also mit gutem Recht von einer Rücksichtnahme auf ein ursächliches Verhältnis zwischen Wachstumsrichtung und Stellung der Teilungswand bei der Erklärung der Tatsachen völlig absehen und mit Němec annehmen,

[1] Němec, Über Kern- und Zellteilung bei Solanum tuberosum. Flora, Bd. 86. 1899. p. 214.



daß der einseitige Zug in Knys Experimenten auf die Protoplasten der Oberflächenzellen direkt als ein Reiz wirkt, der die Kernfigur aus ihrer normalen Lage in bestimmter Richtung ablenkt, gleichviel ob dabei gleichzeitig noch ein Zwangswachstum der Zellwände in der Richtung des Zuges stattfindet oder nicht. Es fragt sich nun aber ferner, ob auch, wie Kny will, die perikline Richtung der Teilungswände in den Zellen der nicht gedehnten Wundfläche auf eine mechanische Beeinflussung dieser Zellen zurückgeführt werden kann. Als mechanisch wirkende Ursache könnte dabei lediglich die Aufhebung des Gegendruckes durch die bei der Verwundung zerstörten Nachbarzellen in Betracht kommen. Wenn man berücksichtigt, welche starken Zugkräfte Kny bei seinen Versuchen anwenden mußte, um deutliche Resultate zu bekommen, so ist es an sich wenig wahrscheinlich, daß die geringen Druckverschiedenheiten in verletzten und unverletzten Geweben genügen sollten, um mit einer fast ausnahmslosen Regelmäßigkeit die Richtung der Kernfigur und der Teilungswand zu bestimmen. Gelegentlich treten übrigens auch in Zellen, welche nicht direkt an die Wundfläche grenzen, perikline Teilungswände auf. Dort würde eine Zurückführung der regelmäßigen Wandstellung auf einen rein mechanischen Einfluß noch größeren Schwierigkeiten begegnen. Der Beweis, den Kny dafür gibt, daß mechanische Einflüsse die Richtung der Teilungswände in den Zellen der Wundfläche beherrschen, ist ein indirekter. Innere durch Erblichkeit fixierte Ursachen erscheinen ihm ausgeschlossen, da der Experimentator durch die Richtung, welche er der Wundfläche gibt, den Teilungswänden jede beliebige Lage zur Achse der Kartoffelknolle aufzwingen kann. Daß nicht Schwerkraft, Licht oder strahlende Wärme die Richtung der Scheidewände beeinflussen, hatte er in früheren Untersuchungen [1] festgestellt. Auch die Annahme, daß eine günstigere Versorgung mit Sauerstoff von der Wundfläche her die Zellen in ihrer Teilungsrichtung beeinflusse, erwies sich als unhaltbar. So blieb endlich von allen denkbaren äußeren Ursachen nur die mechanische Wirkung des Druckes übrig, den die Initialzellen des Periderms bei beginnendem Wachstum in zur Wundfläche paralleler Richtung aufeinander ausüben. Das Resultat, welches die unter dieser Voraussetzung angestellten Versuche ergeben, bestätigte scheinbar die Voraussetzung.

Aber waren denn wirklich mit den von Kny diskutierten Möglichkeiten alle denkbaren Möglichkeiten erschöpft? Nur unter diesem Um-

[1] Kny, Über die Bildung des Wundperiderms an Knollen in ihrer Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. Bd. VII. 1889. p. 154.

stande würde doch der indirekte Beweis wirklich stichhaltig sein. Die Plasmaleiber benachbarter Zellen eines Gewebeverbandes stehen miteinander durch die Plasmodesmen in inniger Verbindung. Die Zerstörung einer Nachbarzelle beeinflußt also den Plasmaleib der Zelle ganz direkt, und daß dieser Einfluß auf die Lebensvorgänge im Zellkörper nicht ohne tiefgehenden Einfluß ist, erkennt man wohl ohne weiteres, wenn man die eigentümlichen Bewegungen und Umlagerungen im Protoplasma der einer Wunde benachbarten Zellen in Betracht zieht, welche 1884 bereits Tangl[1] beobachtet und beschrieben hat. Němec[2] hat in neuerer Zeit diese durch den Wundreiz hervorgerufenen Veränderungen in der Wurzelspitze von Allium sehr eingehend studiert und gibt an, daß die Zellen, welche normalerweise von einem mit winzigen Vakuolen versehenen Zellplasma erfüllt sind, bereits eine Viertelstunde nach der Verwundung große Vakuolen in dem nunmehr homogen und gelatinös erscheinenden Plasma aufweisen, daß das Plasma auffallend an den der Wunde zugekehrten Membranen angesammelt und der Kern gegen die Wundfläche verschoben ist. Sollte man nicht viel eher, als in rein mechanischen Momenten, in den durch die Verwundung des Protoplasten bewirkten Orientierungsbewegungen des Plasmas und des Kerns die nächste Ursache für die zur Wundfläche bestimmt orientierte Richtung der Kernfigur und damit der Teilungswand sehen müssen? Offenbar spielen hier jedenfalls energische Reizwirkungen, deren Verlauf durch die Organisation des Protoplasten geregelt wird, eine wichtige Rolle, und die Annahme, daß durch die ausgelösten Bewegungsvorgänge der Zellkern nicht nur bezüglich seines Platzes in der Zelle, sondern auch bezüglich der Orientierung seiner Achse zu der Wundfläche beeinflußt wird, hat meines Erachtens keine Schwierigkeit.

Die Kny'schen Experimente beweisen demnach nur, daß durch mechanische Einwirkung von außen die von dem Protoplasten selbstregulatorisch bestimmte Orientierung des Kerns ebensogut verändert werden kann, als sie in anderen Fällen durch Lichtreize beeinflußt wird. Ob dabei durch das angewendete Reizmittel gleichzeitig noch die Zelle zu einem mit Vergrößerung der Wände in einer bestimmten Richtung verbundenen Wachstum genötigt wird, ist für die Orientierung des Zellinhaltes insbesondere der die Wandstellung bestimmenden Kernfigur ohne

[1] Tangl, Zur Lehre von der Kontinuität des Plasmas im Pflanzengewebe. Sitzb. d. K. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 90.

[2] Němec, die Reizleitung. Jena 1901. Vergl. auch Nestler, Über die durch den Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkerns und des Protoplasmas. Sitzb. der K. Akad d. Wiss. Wien 1898.

ersichtliche Bedeutung. Der Satz aber, daß der Kern durch mechanischen Zug in gesetzmäßiger Weise aus seiner normalen Orientierung in eine zur Richtung des Zuges in Beziehung stehende Stellung überführt werden kann, ist von fundamentaler Bedeutung, und, wie wir später sehen werden, geeignet, auf gewisse Vorgänge bei der Gewebebildung der höheren Pflanzen ein helles Licht zu werfen. Deshalb verlieren die exakten Versuche Knys auch für uns nichts an ihrer fundamentalen Bedeutung, wenn wir gleich mit den theoretischen Erörterungen, welche der Experimentator an seine Versuchsergebnisse knüpft, nicht ohne weiteres einverstanden sein können.

Kny hat schon in seiner ersten Arbeit, aber hauptsächlich in der zweiten Veröffentlichung auch über eine ganze Reihe von Versuchen berichtet, in denen er den Einfluß von Zug und Druck auf Zellen im Innern des Gewebeverbandes im verletzten Pflanzenteile studiert hat. Es zeigte sich dabei im allgemeinen, daß auch hier bei Zellteilungen die Scheidewände sich in die Richtung des Druckes und senkrecht zur Richtung des Zuges zu stellen suchen. Diesem Bestreben wirken aber äußere und innere Kräfte entgegen. Unter den äußeren Kräften zählt Kny mechanische Widerstände und richtende Wirkung des Lichtes auf. Als innere Kräfte bezeichnet er „den der einzelnen Pflanzenart durch Erblichkeit vorgeschriebenen Entwicklungsgang“. Auf etwaige Beziehung zwischen der Scheidewandstellung und die Richtung des intensivsten Wachstums legt Kny in seiner zweiten Publikation, welche nach der Veröffentlichung der von Němec gemachten Einwände erschienen ist, weniger Gewicht. Er konstatiert lediglich, daß auch das Wachstum, soweit nicht andere Kräfte entgegenwirken, im Sinne des Zuges und senkrecht zur Richtung des Druckes gefördert wird.

Mit der hier vertretenen Auffassung des Autors kann ich mich vollkommen einverstanden erklären. Ich habe nur hinzuzufügen, daß ich als eine der „inneren Kräfte“, welche den Entwicklungsgang der einzelnen Pflanzenart bestimmen, die Polarität des Zellkerns und die durch dieselbe vorgeschriebene normale Teilungsrichtung der einzelnen Zelle im Gewebe ansehe.

Das wichtigste Ergebnis meiner Ausführungen in dem vorliegenden Abschnitt meiner Arbeit sehe ich in der Konstatierung, daß auch mit denjenigen Fällen in der mit Zellteilung verbundenen Gewebeentwicklung, in denen die gegenseitige Lagerung der auseinander abgeleiteten Kernfiguren eine scheinbar zufällige und regellose ist oder von äußeren Umständen beeinflußt wird, die Annahme einer Polarität des Zellkerns ohne Schwierigkeit vereinbar ist.

Zur ursächlichen Erklärung solcher Fälle kann allerdings die Hypothese nur indirekt herangezogen werden. Die Prüfung ihrer Anwendbarkeit hat sich vielmehr hauptsächlich auf solche in der Gewebebildung außerordentlich häufige Fälle zu erstrecken, in denen die gegenseitige Lage der aufeinanderfolgenden Kerngenerationen unter Ausschluß äußerer Umstände in der Zelle selbst bestimmt wird und einer erkennbaren Gesetzmäßigkeit folgt.

IV.

Nachdem ich im vorhergehenden Abschnitt gezeigt habe, welcher Beschränkung die Anwendbarkeit der Hypothese von der Polarität des Zellkerns zur ursächlichen Erklärung entwicklungsmechanischer Vorgänge im Pflanzengewebe unterliegt, wird es meine Aufgabe sein, in einem Beispiel aus dem Bezirk der Zuständigkeit der Hypothese ihre Anwendbarkeit als Erklärungsgrund zu erweisen. Zuvor jedoch wird es nötig sein, die Hypothese selbst im einzelnen scharf zu formulieren.

1. Abgesehen von den Fällen, in denen die Organisation des Zellkerns noch nicht auf die bei der Mehrzahl der Gewächse erreichte Entwicklungsstufe gelangt ist, und von den Fällen, in denen durch Degeneration oder durch fortschreitende Differenzierung diese Organisationsstufe bereits überschritten wurde, ist der Zellkern der Pflanzenzelle auch im ruhenden Zustande polar gebaut in der Art, daß er sich nur in einer einzigen im voraus bestimmten Richtung mitotisch teilen kann. Diejenige den Kern annähernd halbierende Ebene, in welcher sich beim Eintritt der Kernteilung die Kernplatte entwickelt, soll als Äquatorialebene, der auf ihr senkrecht stehende Durchmesser des Kerns soll als Achse, die beiden Punkte des Kernumfanges, welche die Achse durchschneidet, sollen als Pole des Kerns bezeichnet werden.

2. Die Lage der Achse des Kerns ist bei der Entstehung des Kerns aus der vorhergehenden Mitose zu der Lage der Achse des Mutterkerns bestimmt orientiert. Die am häufigsten vorkommenden gegenseitigen Lagen von Mutter- und Tochterkern sind die isokline und die dekussierte Lage. Im ersteren Falle liegt die Achse des Tochterkerns annähernd in der Verlängerung der Mutterkernachse, im zweiten Falle liegt die Achse des Tochterkerns in einer Ebene, welche die Richtung der Mutterkernachse annähernd senk-

recht schneidet. Selbstverständlich sind auch andere räumliche Beziehungen zwischen der Achse des Mutter- und Tochterkerns nicht ausgeschlossen.

3. Bleibt der Zellkern unverrückt in der Lage, welche er bei der Entstehung aus der Teilung seines Mutterkerns erhielt, so tritt die räumliche Beziehung seiner Polarität zur Mutterkernachse bei der nächstfolgenden Kernteilung deutlich hervor. Es ist aber der Fall nicht selten, daß durch die im Plasma der Zelle vor sich gehenden Bewegungen der Zellkern aus seiner ursprünglichen Lage und Richtung verschoben wird. Dann entspricht die Lage der Kernfigur bei der nächsten Teilung dieser Verschiebung und weicht mehr oder minder weit von der ursprünglichen, normalen Lage ab. Die Ursachen für die Bewegungen des Plasmas, welche zu einer Verschiebung des Kerns führen, können innere und äußere sein. Als innere Ursachen sind die beim Stoffwechsel erfolgenden Umsetzungen und Umlagerungen und die beim Wachstum vor sich gehenden Verschiebungen der Teile des Zellinhaltes anzusehen. Ferner kommen als innere Ursache die Raumverhältnisse der sich teilenden Zelle in Betracht, insofern als die sich bildende Kernfigur, wenn der Raum in der Richtung ihres größten Durchmessers zu beschränkt ist, passiv in eine schiefe Lage gezwungen werden kann. Äußere Ursachen bilden im normalen Entwicklungsgange, wie experimentell festgestellt ist, mechanischer Zug und Druck und einseitige Beleuchtung und in abnormen Entwicklungsvorgängen die Verwundung der Nachbarzellen. Diese äußeren Ursachen sind als Reize aufzufassen, deren rein mechanische Erklärung bisher nicht gelingt. Indessen ist es gelungen, in bestimmten Fällen die räumliche Beziehung, in welcher die durch die Umlagerung bewirkte Anordnung des Zellinhaltes, insbesondere des polar organisierten Kerns, zu der Richtung der Reizursache steht, durch Versuche festzustellen.

4. Die Richtung der Teilungswand, deren Auftreten die Zellteilung vollendet, ist bestimmt durch die Lage der Äquatorialebene der Kernfigur, wenn diese Ebene einer relativen Gleichgewichtslage nach den Plateau'schen Regeln entspricht. Nimmt die Äquatorialplatte ursprünglich keine solche Gleichgewichtslage ein, so wird in der Regel vor der Vollendung der

Teilungswand, die der Äquatorialebene nächstliegende relative Gleichgewichtslage durch eine Verschiebung der Berührungsfläche der Tochterzellen eingenommen, welche sich als ein rein mechanischer Vorgang aus der Kohäsion der Zellinhaltskörper ursächlich erklären läßt.

Indem ich nun an den Versuch herangehe, mit Hilfe der im Vorstehenden zusammengefaßten hypothetischen Anschauung die Gewebebildung der Pflanzen zu erklären, sehe ich es nicht als meine Aufgabe an, den gesamten Aufbau irgend einer höheren Pflanze, von den Meristemen angefangen bis zu den weitestdifferenzierten somatischen und generativen Zellkomplexen, in Bezug auf seine Erklärbarkeit durch die Sätze meiner Hypothese zu prüfen. Unsere Kenntnisse von den tatsächlichen Geschehnissen bei der Gewebebildung sind viel zu gering, um einem solchen Unternehmen zur Grundlage dienen zu können. Es würde bei einem solchen Versuch das rein hypothetische Moment wiederholt und in stark hervortretender Weise die Darstellung beherrschen müssen, ohne daß dadurch irgendwelche tiefere Aufklärung gewonnen würde, denn für das mechanische Verständnis eines morphogenen Vorganges erscheint es mir irrelevant, ob wir uns begnügen mit der Annahme, daß dem lebenden Zellenplasma durch innere oder äußere Reize bestimmte Entwicklungsimpulse erteilt werden, oder ob wir diese Annahme dadurch erweitern, daß wir bei der durch Reiz bewirkten Abänderung eine Änderung der Organisation oder der Lage des Zellkerns voraussetzen.

Ich beschränke mich deshalb auf einige auch hinsichtlich des Verhaltens der Kerne genau studierte Fälle, die mir geeignet erscheinen, meine Anschauung von der Wirkungsweise der Polarität des Zellkerns beim Zustandekommen bestimmter Gewebeformationen zu erläutern.

Sachs hat in seinen „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie“ [1] die oft kopierte Abbildung eines Längsschnittes durch die Wurzelspitze von Zea Mais gegeben, welche, wenn sie auch bei genauer Untersuchung sich als schematisiert erweist, doch die anatomischen Verhältnisse der Spitze einer Monokotylenwurzel im ganzen richtig wiedergibt. Vor allen Dingen läßt sich deutlich erkennen, daß die Gewebe des Wurzelkörpers unmittelbar hinter der meristematischen Wurzelspitze aus reihenweise angeordneten Zellen bestehen. Dieses Verhältnis ist sehr oft und bei zahlreichen Pflanzen und nicht bloß in Wurzelspitzen, sondern auch bei Sproßachsen beobachtet worden, als man auf der Suche nach einer

[1] A. a. O. Fig. 257, p. 511.

Scheitelzelle oder zur Konstatierung ihres Fehlens im vorigen Jahrhundert die Vegetationspunkte durchmusterte. Verfolgt man das Zustandekommen der regelmäßigen Reihenstellung im einzelnen Falle, so ergibt sich, daß die in Reihen geordneten Zellen aus den von dem Meristem des Scheitels abgegebenen jugendlichen Zellen dadurch hervorgehen, daß die Zellen sich fast ausschließlich in einer einzigen Richtung, nämlich senkrecht zur Längsachse der Wurzel, teilen. Die Zahl der Zellreihen vermehrt sich in der Zone der Streckung nicht oder doch nicht wesentlich, wohl aber wächst der Querdurchmesser der einzelnen Zellen nicht unbeträchtlich.

Die Querwände in den Zellreihen stehen im allgemeinen der Regel von der rechtwinkeligen Schneidung entsprechend senkrecht zur Längsachse, doch zeigt sich, daß durch nachträgliche Verschiebungen besonders die Wände, mit denen zwei der aus dem Meristem hervorgegangenen Reihenzellen aneinandergrenzten, aus ihrer regelmäßigen Lage kommen; dadurch gelingt es, auch in den von dem meristematischen Scheitel der Wurzel weiter entfernten Teilen des Gewebes den genetischen Zusammenhang der einzelnen Zellen zu erkennen. Ich habe genaue Beobachtungen an den Wurzeln von Fritillaria imperialis vorgenommen und eine Anzahl von sorgfältig hergestellten Mikrotompräparaten teils möglichst naturgetreu, teils mit Unterdrückung der Details des Kern- und Plasmabaues gezeichnet. In allen Zeichnungen sind die Umrisse der Kernfigur wie die Zellwandlinien mit Benützung der Camera möglichst genau festgelegt. Ich will einen Teil dieser Zeichnungen hier benützen, um die tatsächlichen Verhältnisse, welche die Hypothese erklären soll, klarzustellen.

In der Textfig. 3 ist ein Gewebekomplex aus dem Längsschnitt einer Wurzel von Fritillaria gezeichnet, der ziemlich genau 1 mm oberhalb der Initialzellen der Wurzelspitze lag. Die Anordnung der Zellen in vertikale Reihen ist ohne weiteres ersichtlich. Die Reihe 1 ist das Dermatogen, dementsprechend gehören die übrigen Reihen dem Periblem an. Mit Berücksichtigung der Verschiebungen, welche die Trennungswände der aus dem Meristem hervorgegangenen Urzellen durch das Wachstum erfahren haben, läßt sich leicht ersehen, daß die Reihe 1 drei Gruppen genetisch zusammengehöriger Zellen enthält, von denen die mittelste sicher vollständig ist, während die obere und untere Gruppe bezüglich ihrer Vollständigkeit aus der Zeichnung allein nicht kontrollierbar sind. Diese mittlere Gruppe besteht aus vier Zellen, deren beide obersten soeben eine Kernteilung erfahren haben, während die zwei untersten, wie die Größe der Kerne auch in der schematischen Darstellung derselben erkennen läßt, sich in der Vorbereitung der Karyo-

kinese befinden. Die Zellteilung in den genetisch zusammengehörigen Zellen erfolgt also nicht gleichzeitig, wie in den früher betrachteten Zellen des sporogenen Gewebes von Botrychium, sondern es finden zeitliche Verschiebungen statt, welche bisweilen nicht unbeträchtlich sind. Das Gleiche zeigt auch die mittlere Zellgruppe der Reihe 2, welche aus 6 Zellen besteht. Die zwei untersten und die zwei obersten in dieser Reihe gezeichneten Zellen gehören Nachbargruppen an. Die mittlere sechszellige Gruppe bestand vor kurzem auch aus vier Zellen. Das unterste Zellenpaar aber ist bereits durch Kern- und Zellteilung verdoppelt worden, während von dem obersten Paar die innere Zelle eben in der Karyokinese, der Kern der äußeren erst in der Prophase sich befindet. Im Gegensatz zu der korrespondierenden Zellengruppe des Dermatogens sind hier also die unteren Glieder der Gruppe die zeitlich geförderten. Die leicht erkennbare Mittelgruppe der Zellreihe 3 besteht wiederum aus vier Zellen, die gerade alle in Kernteilung begriffen sind, wobei nur zwei nicht benachbarte Zellen, nämlich die unterste und die zweitoberste der Gruppe, eine annähernd gleiche Phase der Teilung aufweisen. Wir können die vier Zellen der Gruppe als zwei Schwesternpaare betrachten, welche dadurch entstanden sind, daß die Urzelle der Gruppe zuerst durch eine Halbierungsteilung in eine obere und eine untere Zelle zerlegt wurde. Jede dieser Halbierungszellen lieferte dann durch einen weiteren Teilungsschritt ein Schwesterzellpaar. In dem unteren Paar sehen wir die obere, im oberen die untere Zelle in der Entwicklung vorauseilen.

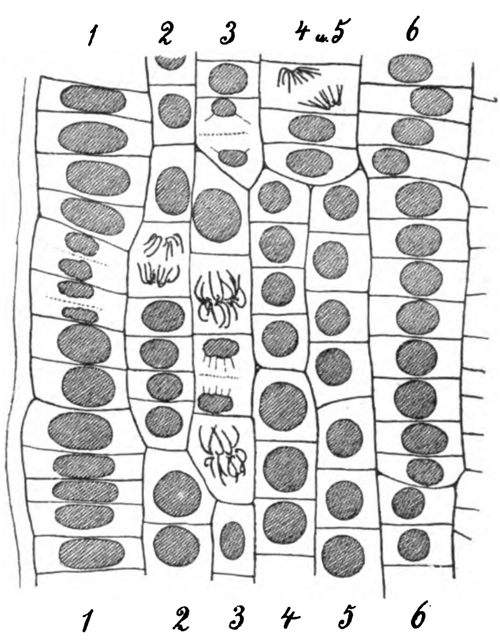


Fig. 3. Gewebe aus der Wurzel von Fritillaria imperialis, ca. 1 mm hinter dem Vegetationspunkt. 340 : 1.

Die ungleiche Größe und die unregelmäßige Anordnung der Urzellen bei ihrem Hervorgehen aus dem Meristem an der Wurzelspitze hat zur Folge, daß nicht immer die Zellgruppen in den Vertikalreihen gleiche Breite besitzen. So kommt es, daß den Zellreihen 4 und 5 im unteren

Abschnitt der Figur oben nur eine einzige Reihe breiteren Zellen (4 u. 5) entspricht. Um so leichter aber gelingt es uns, in den Reihen 4 und 5 die Gruppen genetisch zusammengehöriger Zellen aufzufinden, offenbar sind es je die vier obersten Zellen dieser beiden Zeilen, direkt unterhalb der Endzelle der als (4 u. 5) bezeichneten breiteren Zellenreihe. Hier ist also die in den weiter nach außen gelegenen Zellreihen bereits eingeleitete Weiterteilung der Schwesterzellpaare noch nicht eingetreten. Im Gegensatz dazu steht die Mittelgruppe der Zellreihe 6, welche, oben von vier, unten von zwei Zellen der Nachbargruppe begrenzt, aus acht Zellen besteht, deren ziemlich große Kerne bereits weitere Teilungen vorbereiten.

Die Zellteilungen in den einzelnen Reihen gehen also unabhängig voneinander vor sich und auch in der gleichen Reihe teilen sich die Schwesterzellen nicht simultan, sondern es eilen bald die untere bald die obere Schwester oder ihre Abkömmlinge in der Entwicklung voraus. Ein gemeinsames Merkmal aber besitzen alle diese Teilungsvorgänge, bei allen resultiert eine Querwandbildung, die den Umständen nach senkrecht zur Längsachse der Zellreihe und damit auch des ganzen Organes steht.

Diese Regel ist, wie wir gleich sehen werden, nicht von unbeschränkter Geltung, aber es ist leicht, große Zellkomplexe zu finden, in denen sie keine Ausnahme erleidet. Bevor wir uns diesen Ausnahmen zuwenden, mag das Zustandekommen der regelmäßigen Querwandstellung im einzelnen etwas näher verfolgt werden. Wie die in jüngeren Stadien befindlichen Kernfiguren der Reihen 2 und 3 ersehen lassen, steht nicht selten die Kernfigur schon in sehr früher Phase und zwar, wie die direkte Beobachtung in anderen Fällen lehrt, von Anfang an, d. h. sobald überhaupt von einer sichtbaren Polarität gesprochen werden kann, annähernd gerade, so daß ihre Äquatorialebene und damit die in derselben sich bildende Teilungswand die Querlage besitzt und die Seitenwand der Mutterzelle annähernd rechtwinkelig schneidet. Die Fähigkeit, diese Stellung einzunehmen, hat der Kern ererbt mit seiner unsichtbaren Polarität. Die Achsenlage der successiven Kerngenerationen ist isoklin, man könnte daran denken, die Gruppierung des Protoplasmas in der Zelle für die Stellung der Spindel verantwortlich zu machen, besonders dort, wo, wie in den Kernfiguren der Reihe 2 und 3 der Fig. 3, die Dimensionen der sich teilenden Zelle dieser Anschauung scheinbar günstig sind. Wenn aber die Mächtigkeit der Plasmaansammlung als ein irgendwie mechanisch wirkender Faktor angesehen werden soll, so müßten in den mit rechtwinkeligen Kanten versehenen Zellen, die in der der Fig. 3 entsprechenden Entwicklungsstufe ohne irgendwie hervortretende Vakuolen-

bildung ganz von Protoplasma erfüllt sind, die Kernspindeln eine Diagonalstellung einnehmen. Vergleicht man ferner in den Zellreihen 1 und 6 die Zelldimensionen, so wird man in den meisten Schwesterzellpaaren den Querdurchmesser der Zellen größer finden als die Summe der Längendurchmesser der beiden Schwestern. Es kann also in der Mutterzelle die Kernfigur offenbar auch nicht annähernd in der Richtung des größten Durchmessers orientiert gewesen sein, sonst müßten ja die Teilungswände in der Längsrichtung stehen.

Ob allerdings in den Mutterzellen dieser querbreiten Tochterzellen die Spindel wirklich genau parallel zur Längsachse der Zellreihe stand, das muß dahingestellt bleiben. Es sind nämlich die Fälle nicht selten zu finden, in denen die Richtung der Kernfigur von der Längsachse der Zellen nicht unbedeutend abweicht. Schon die oberste Zelle der Reihe 4 u. 5 in der Fig. 3 zeigt ein Beispiel dafür, nicht minder deutlich tritt die Richtungsabweichung der Kernfigur in den Zellen bei a und b der Textfig. 4 hervor. Dort sind inmitten einer Zellreihe, deren Teilungswände, soweit sie in der Figur sichtbar sind, ausnahmslos genau quer und senkrecht zur Mutterzellwand orientiert sind, die Achsen der Kernfiguren unter spitzem Winkel zur Längsachse der Zellen geneigt. Man trifft diese Stellung der Kernfigur nicht gerade selten. Die Fig. 27 und 28 der Tafel geben dafür weitere Belege. Die absolute Regelmäßigkeit, mit welcher die jungen Teilungswände in den Zellreihen senkrecht zur Mutterzellwand stehen, macht es im höchsten Grade unwahrscheinlich, daß die schräg gestellten Kernspindeln bei a und b der Textfig. 4 eine Schrägstellung der in ihrer Äquatorialebene entstehenden Teilungswand zur Folge haben könnten. Wir müssen also auch hier wieder den Schluß ziehen, daß die Kernfigur in einem späteren Stadium, jedenfalls bevor die junge Zellwand sich an die Mutterzellwand ansetzt, aufgerichtet wird, indem die Berührungsfläche der beiden entstehenden Tochterzellen die der Äquatorialebene nächstgelegene Gleichgewichtslage aufsucht.

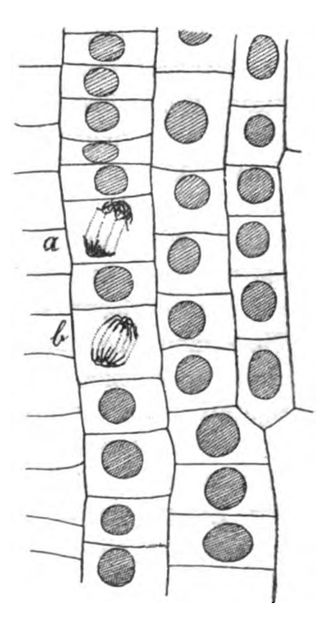


Fig. 4. Gewebe aus der Wurzelspitze von Fritillaria imperialis. Bei *a* und *b* Kernfiguren mit schrägstehender Achse.

Geradezu beweisend dafür, daß eine ursprünglich schräg gestellte Kernfigur eine rechtwinkelig ansetzende Teilungswand bilden kann, er-

scheint mir der in Fig. 28 der Tafel dargestellte Fall. Die Abbildung stellt eine Zellgruppe des Dermatogens von Fritillaria dar. Die schmal scheibenförmigen Zellen sind ausnahmslos durch antikline Wände voneinander getrennt, perikline oder schiefgestellte Wände kommen überhaupt nicht vor, der Charakter des Dermatogens ist durch diese Tatsache geradezu bestimmt. Trotzdem sehen wir bei a eine Kernfigur mit stark geneigter Achse die Zellteilung einleiten. Erst wenn die Trennung der Protoplasten so weit fortgeschritten ist, daß eine freie Verschiebung der Berührungsflächen möglich wird, bewirkt die Kohäsion die Überführung der Äquatorialebene und der jungen Wand in die normale Stellung.

Die kleinen Abweichungen, welche die Tochterkernspindeln von der isoklinen Lage aufweisen, sind offenbar nicht geeignet, die Polarität dieser Kerne überhaupt in Frage zu stellen, denn sie lassen sich leicht aus einer geringen Verschiebung des Kerns aus seiner ursprünglichen Lage erklären. Die Kräfte, welche für diese Verschiebung verantwortlich zu machen sind, können offenbar verschiedener Natur sein. In Fällen, wie dem in der Fig. 28 bei a dargestellten, liegt die Erklärung am nächsten, daß die sich entwickelnde Kernfigur in der normalen Lage bei dem geringen Längendurchmesser der Zelle nicht den genügenden Platz fand und durch das eigene Expansionsvermögen in der Achsenrichtung in eine Schrägstellung hinübergezwungen wurde. Die Konfiguration der Tochterfadenknäuel, welche der ihrer Ausdehnung entgegenstehenden Querwand der Zelle geradezu angepreßt sind, läßt kaum eine andere Deutung Geltung gewinnen. Vor der Geradestellung wird der Zwang durch das Heranrücken der Tochterkerne an die Äquatorialebene gelöst. Auch in der Zelle 4 und 6 der Fig. 27 liegen die Verhältnisse derart, daß die Schrägstellung der sich bildenden Kernfigur durch die Raumverhältnisse in der Zelle aufgezwungen sein kann. Ich will nicht unerwähnt lassen, daß Němec[1] bei der Untersuchung der Kernteilungen in der Wurzelspitze von Allium Cepa zu ähnlichen Anschauungen gelangt ist. Er schreibt darüber[2]: „In der Wurzelspitze von Allium stehen auch die meisten Kernteilungen parallel mit den Anti- und Periklinen und folglich auch umgekehrt die neuen Zellwände. Nicht gering ist jedoch auch die Anzahl der Teilungen, wo die Figur in der Diagonale der Zelle steht.“ — „Den eben formulierten Ansichten zufolge sollte die Figur entweder in der Richtung der größten Plasmamasse

[1] Pringsheims Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XXXIII. 1899. p. 311.
[2] A. a. O. p. 322.

stehen oder in den Linien des gleichen Druckes im Plasma. Die schiefen Stellungen findet man jedoch größtenteils in Zellen, deren Achse zu kurz ist für die ganze kinetische Figur. Es scheint also, daß die Figur durch die räumlichen Verhältnisse genötigt wurde, passiv eine schiefe Stellung anzunehmen. Sehr selten ist die Figur schon früh während der Prophasis schief orientiert."

Die letzte Bemerkung Němec's, welche durch eine seiner Arbeit beigegebene Figur belegt ist, macht es unwahrscheinlich, daß die Schiefstellung der Kernfigur in jedem Falle durch die beengenden Raumverhältnisse bedingt wird. Ich fand bei Fritillaria, daß die Schiefstellung auch andere Ursachen haben kann. Schon die Anordnung der Kernfigur in der Zelle 1 der Abb. 27 auf Tafel II macht das wahrscheinlich. Diese Zelle ist das Endglied einer genetisch zusammengehörigen Zellgruppe, deren Entstehungsfolge durch die Bezeichnungsweise der Figur angedeutet ist. Die nach oben gerichtete Wand der Zelle 1 ist, wie das ja für die ehemaligen Begrenzungswände der Gruppenurzellen häufiger zu beobachten ist, zur Längsachse der Zellreihe schief gestellt. Die untere Querwand dagegen entspricht der Regel von der rechtwinkeligen Schneidung. War die Kernfigur in dieser Zelle ursprünglich aufrecht, d. h. senkrecht zu der unteren Zellwand gestellt, so müßte der obere Pol an der schiefstehenden Querwand hingleitend nach links verschoben worden sein und dementsprechend die Achse der Kernfigur von links oben nach rechts unten die Zelle durchziehen. In Wirklichkeit liegt aber die entgegengesetzte Lage vor und wir müssen also annehmen, daß die Kernfigur schon vor der Einwirkung der beengenden Raumverhältnisse auf ihre Stellung schief orientiert war und zum mindesten so weit von der Längsachse der Zellreihe abwich, daß sie mit der oberen und unteren Querwand der Zelle gleiche Winkel bildete.

Daß bei dem in den Zellen auftretenden Wachstum Umlagerungen im Protoplasma und Verschiebungen des Kerns aus seiner Lage stattfinden können, ist ohne weiteres klar. Ferner ergeben die Erörterungen, die wir oben an die Zellteilungsfolge der in der Fig. 3 dargestellten Gewebezellen geknüpft haben, daß die Entwicklung der Zellen und Zellengruppen in benachbarten Zellreihen eine zeitlich und räumlich verschiedene ist. Wenn nun auch durch das gleitende Wachstum die Spannungen in dem Gewebekomplex gemildert werden, so müssen doch die einzelnen Zellen jederzeit unter dem Einfluß von Zug- und Druckkräften stehen, die in wechselnder Stärke und Richtung auf sie einwirken. Knys Experimente haben uns gezeigt, daß die mechanischen Kräfte, als Reize wirkend, die Stellung der Kernfigur in bestimmter Weise

beeinflussen. Wir dürfen also erwarten, daß auch in den Zellreihen der Fritillariawurzel die vorhandenen mechanischen Druck- und Zugspannungen bei der Ablenkung der Kernfigur aus ihrer isoklinen Lage mitbeteiligt sind.

Wenn wir die Reizwirkung der Gewebespannung mit in Betracht ziehen, so gewinnen wir damit auch zugleich die Erklärung für eine andere gelegentlich vorkommende Erscheinung. Die Ablenkung der Kernfigur von ihrer normalen Lage durch den Zwang des unzureichenden Raumes kann die Achse der Figur auch im äußersten Falle in den regelmäßigen parallelepipeden Zellen höchstens bis in die diagonale Lage zwingen, nicht aber darüber hinaus, und auch in dieser äußersten Zwangslage ist es wegen der sichtbaren Deformation der Kernfigur im Sinne des Zwiespaltes zwischen der normalen und der Zwangslage (vergl. Fig. 27 1 und 4 und Fig. 28a) im höchsten Grade wahrscheinlich, daß nach der Aufhebung des Zwanges durch die Zusammenziehung der Tochterkerne die Aufrichtung der Kernfigur in dem der Ablenkung entgegengesetzten Sinne erfolgt. Die sich bildende Wand wird also in der normalen Querlage an die Mutterzellwand ansetzen. Wenn aber die Kernfigur durch andere Einflüsse so weit von ihrer normalen isoklinen Lage abgelenkt wird, daß ihre Äquatorialebene über die Diagonalstellung hinaus verschoben ist, so ist die der Äquatorialebene nächstliegende Gleichgewichtslage der Berührungsfläche der Tochterzellen die Ebene senkrecht zur Querwand. Es wird dementsprechend die Kernfigur in dem Stadium, welches die Verschiebung der Plasmakörper zur Aufsuchung der Gleichgewichtslage gestattet, nicht wieder aufgerichtet werden, sondern vielmehr gänzlich horizontal gedreht werden, so daß auch die sich bildende Teilungswand eine die Querwände der Zellreihe rechtwinkelig schneidende Längswand in der Zelle darstellt.

Solche Längsteilungen von Zellen kommen innerhalb der Zellreihen in der Tat gelegentlich vor. Man darf allerdings nicht alle mit einer einfachen Reihe breiterer Zellen abwechselnde Doppelreihen auf derartige Längsteilungen zurückführen wollen. Sie sind häufig nichts anderes als die Abkömmlinge von Urzellen, deren Querdurchmesser gegenüber dem der Nachbarzellen zurückgeblieben ist; die Doppelreihe 4 u. 5 der Textfigur 3 ist sicherlich auf diese Weise zu erklären. Aber bisweilen finden sich in größerer Entfernung vom Vegetationspunkt, zwischen den breiteren Zellen einer Reihe kurze Doppelreihen eingeschaltet, die nicht wohl auf die relative Größe der Urzellen zurückgeführt werden können. Diese Erklärung wäre nur unter der Annahme möglich, daß die Mutterzellen solcher Doppelreihen zwischen den sich teilenden Nachbarzellen

lange Zeit unverändert geblieben seien, um erst in größerer Entfernung vom Vegetationspunkt zur Teilung zu schreiten, — eine Annahme, für die nicht der geringste Anhalt geboten ist. So möchte ich die in der Textfig. 7 abgebildete kurze Doppelreihe, deren Zellen links mit Zahlen bezeichnet sind, auf eine Längsteilung einer ehemaligen Reihenzelle zurückführen. Die Anfangsstadien solcher Doppelreihen stellen die Zellen a der Fig. 5 und 6 dar. In Fig. 5 ist allerdings eine Teilungswand noch nicht angelegt. Die Stellung der Kernfigur ist aber deutlich der Ausbildung einer Längswand günstiger. Die Äquatorialebene der

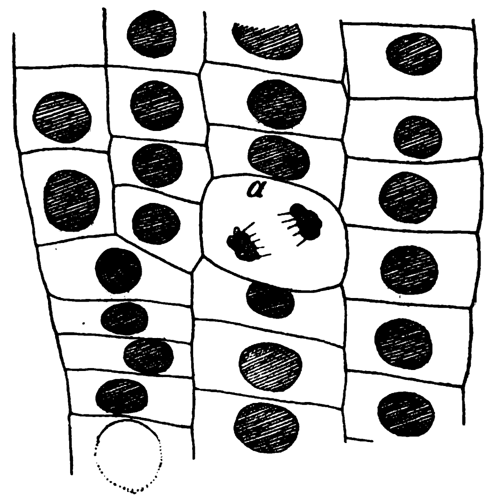


Fig. 5. Zellgruppe aus der Wurzelspitze von Fritillaria imperialis (600:1). *a* eine Zelle, deren schrägstehende Kernfigur auf eine bevorstehende Längsteilung der Zelle schließen läßt.

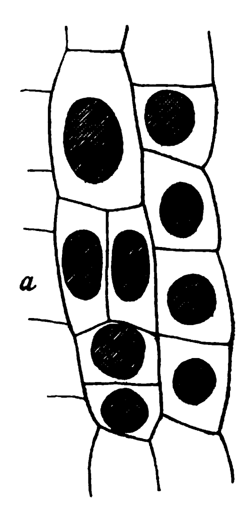


Fig. 6. Zellgruppe aus der Wurzelspitze von Fritillaria imperialis (600:1). *a* ein durch Längsteilung einer Reihenzelle entstandenes Zellenpaar.

Figur schneidet die Querwände der Zelle, und die ihr nächstliegende Gleichgewichtslage der Berührungsfläche der Tochterzellen ist also die Längsstellung. Die Abbildung zeigt zugleich besonders deutlich, daß die Schiefstellung der Figur hier nicht durch den Zwang des unzureichenden Raumes bedingt sein kann. Daß aber diese Zelle anderen innern oder äußern Bedingungen unterworfen ist als ihre Nachbarzellen der gleichen Reihe, läßt sich auch schon aus der Vorwölbung der Querwände gegen diese Nachbarzellen schließen. Daß in der Fig. 6 bei a wirklich die Längsteilung einer Reihenzelle vorliegt, ergibt sich aus der Konfiguration der Zellen mit aller Deutlichkeit. Die nach oben angrenzende Zelle und die beiden Zellen unterhalb a bilden mit dem Zellen-

paar bei a eine genetisch zusammengehörige Zellengruppe, wie wir sie in der Fig. 3 in verschiedenartiger Ausbildung bereits kennen gelernt haben. Die oberen beiden Zellen der vierzelligen Gruppe eilten in der Entwicklung voraus, die Zelle a hat sich bereits, und zwar ausnahmsweise längs geteilt, während ihre Schwesterzelle noch im Stadium der Prophase des Kernteilungsprozesses begriffen ist.

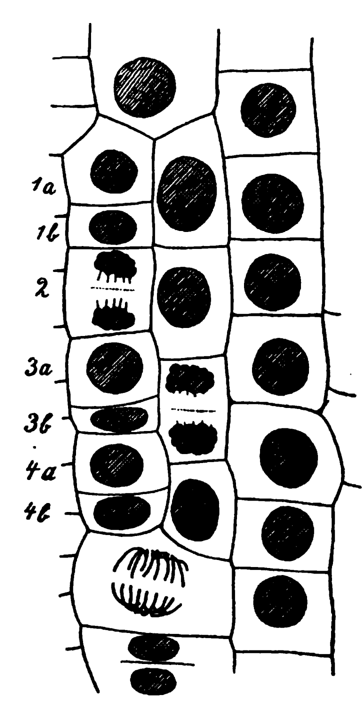


Fig. 7. Zellgruppe aus der Wurzelspitze von Fritillaria imperialis (600 : 1). In der linken Hälfte der Figur ist eine Doppelreihe gebildet, deren Zellen 1—4 sich in verschiedenen Stadien der Kern- und Zellteilung befinden.

Nach Vorführung dieser ersten Längsteilungsstadien wird es wohl für den Leser keine Schwierigkeit bieten, auch in der Doppelreihe der Fig. 7 eine aus der Längsteilung einer Reihenzelle hervorgegangene Zellgruppe zu erblicken. Dieses Präparat zeigt dann, daß in den durch die Längsteilung entstandenen Schwesterzellen unter den veränderten Umständen die alte Teilungsrichtung wieder hergestellt worden ist und daß nunmehr, wenigstens während der nächstfolgenden Teilungsschritte, die dem isoklinen Kernteilungsmodus entsprechende Querteilung der Zellen ungestört erhalten bleibt.

Fassen wir unsere Beobachtungen an dem Gewebe der Wurzelspitze von Fritillaria kurz zusammen, so ergibt sich Folgendes: Die aus dem Meristem am Vegetationspunkte hervorgehenden Zellen sind mit isoklinen Zellkernen ausgestattet. Sie teilen sich deswegen in der Querrichtung und bilden Zellreihen parallel der Längsachse der Wurzel. Die kleinen Ablenkungen von der normalen Richtung, welche die Kernfiguren teils durch die Wachstumsvorgänge in der Zelle, teils durch den Zwang des unzureichenden Raumes, teils durch die als Reiz wirkende unregelmäßige Inanspruchnahme der Zellen durch den Zug und Druck der Gewebespannung erfahren, werden dadurch wieder ausgeglichen, daß sich die Berührungsfläche zwischen den beiden Tochterzellen vor Ausbildung der Teilungswand in die der Äquatorialebene nächstgelegene Gleichgewichtslage senkrecht zur Längsachse und zur Wand der Mutterzelle einstellt. Nur wenn durch die Reizwirkung die

Äquatorialebene der Kernfigur von ihrer normalen Lage in der Längsachse der Zelle über die Diagonalstellung hinaus verschoben wird, findet eine Längsteilung der Zelle statt, indem die Berührungsfläche der Tochterzellen als die der Äquatorialebene nächstgelegene Gleichgewichtslage die Stellung parallel zur Längsachse und senkrecht zu den vorhergebildeten Querwänden aufsucht. Die Längsteilungen sind im Gegensatz zu den Querteilungen außerordentlich selten.

Die Orientierung der Kernfigur ist in erster Linie durch die ererbte Lage der Kernpole bedingt. Die kleinen, durch die innern und äußern Umstände erzeugten Abweichungen von der isoklinen Stellung werden von dem rein physikalischen Vorgang der Aufsuchung einer Gleichgewichtslage durch die Tochterzellplasmen bei jedem Zellteilungsschritt wieder ausgeglichen. Wenn die Stellung des sich teilenden Kerns allein abhängig wäre von den zufälligen Umständen im Innern der Zellen und um dieselben, so würde bei den wechselnden Größenverhältnissen der sich teilenden Zellen, der Unregelmäßigkeit der Wachstumsverteilung in benachbarten Reihen, den für jede Zelle bei jedem Wachstumsschritt veränderten Spannungsverhältnissen, der Verschiedenheit der Verhältnisse, unter denen die Zellen im Innern und in der Peripherie des Gewebekomplexes sich befinden, eine Anordnung der Zellen in regelmäßigen Längsreihen nicht zustande kommen können.

Die Zahl der Zellteilungen in dem Gewebe der Wurzelspitze von Fritillaria imperialis wird schon wenig mehr als 1 mm oberhalb des Vegetationspunktes sehr verringert und hört endlich ganz auf, indem zugleich ein starkes Längenwachstum der einzelnen Zellen einsetzt. Die Reihenanordnung der Zellen, welche ja nunmehr nicht durch abweichende Teilungsrichtungen beeinträchtigt werden kann, bleibt dabei, wie auch während der allmählich beginnenden inneren Differenzierung der Zellen, bis in das Stadium des Ausgewachsenseins der einzelnen Zellen erhalten. Eine Wiederaufnahme der Kern- und Zellteilungen erfolgt normalerweise nur bei der Anlage seitlicher Organe und abnorm, wenn Verletzungen des Gewebes eine Periderm- oder Kallusbildung veranlassen.

Bei der Bildung des Wundperiderms oder eines Kallus erscheint der Wundreiz als hinreichende Ursache für die Wiederaufnahme der Kern- und Zellteilungsvorgänge und für die Bestimmung der Achsenlage der sich teilenden Kerne. Die Anlage der Seitenwurzeln muß als eine Folge formativer Reize angesehen werden, die teilweise in der Konstellation innerer Ursachen wie der Spannungsverhältnisse im Gewebe, der Wand- und Inhaltsbeschaffenheit gewisser Zellkomplexe, der speziellen Ernährungsverhältnisse derselben, teilweise aber auch in äußeren Faktoren

physikalischer und chemischer Natur gegeben sein können. Auch hier haben wir also eine Beeinflussung des Zellkerns durch vitale Prozesse, deren Wirkungsweise einer mechanischen Erklärung nicht zugänglich sind.

Um das Verhalten der Zellkerne bei der ersten Anlage der Seitenwurzeln kennen zu lernen, habe ich die Wurzel von Benincasa cerifera in Untersuchung gezogen. Es hat sich dabei zugleich Gelegenheit geboten, zu konstatieren, daß auch bei dem Wurzelwachstum dieser dikotylen Pflanze die Zellteilungen in der Zone oberhalb des Vegetationspunktes die Bedeutung der Polarität des Zellkerns für das Zustandekommen einer regelmäßigen Zellanordnung erkennen läßt.

Ich will mich hier damit begnügen, diese Tatsache an einer einzigen Figur zu demonstrieren, welche mit Hilfe der Camera gezeichnet die natürlichen Verhältnisse, soweit sie für die Beurteilung der Kern- und Zellanordnung in Frage kommen, hinreichend genau wiedergibt. In den zentralen Partien des Pleroms sind die Teilungen der Zellen vorwiegend auf die äußerste Wurzelspitze beschränkt, weiter oben findet die Ausbildung des Gewebes hauptsächlich durch Streckung der Elemente statt, während an der Außengrenze des Zentralzylinders und in dem Rindenmantel die Querteilungen noch unverändert fortdauern. Fig. 8 stellt eine Gewebepartie aus dem Periblem von Benincasa vor. Man erkennt leicht, daß die gezeichneten Zellen vier Längsreihen angehören, die in der Abbildung mit 1—4 bezeichnet sind. Einige Kernteilungsfiguren in der Reihe 2 beweisen, daß die Zellgruppe aus einer Zone entnommen wurde, in welcher die Zellteilungen noch nicht zum Abschluß gelangt sind. Die Größe der Zellen, besonders der Querdurchmesser variiert in den verschiedenen Reihen und selbst in den Zellen der gleichen Reihe ziemlich stark; man vergleiche z. B. die Zellen in Reihe 3 und 4 der Fig. 8. Die Kerne sind wie ja überhaupt bei den nichtparasitischen Dikotyledonen kleiner als diejenigen

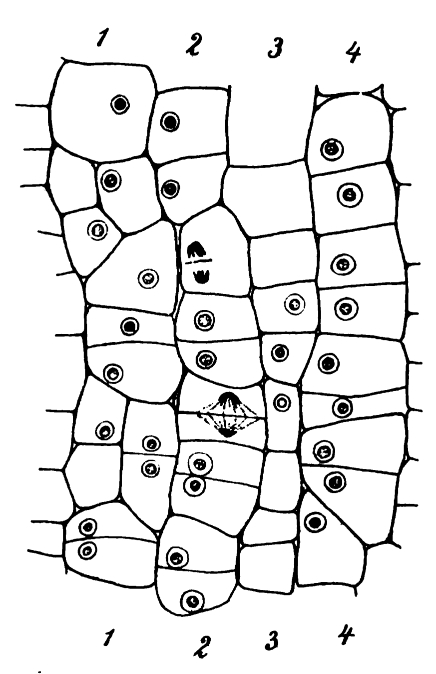


Fig. 8. Zellgruppe aus dem Rindengewebe der Wurzelspitze von Benincasa cerifera (600 : 1).

der Liliaceen, und auch die entwickelte Kernteilungsfigur erscheint im Verhältnis zur Durchschnittsgröße der Zellen klein. Zwangslagen der Kernfigur, welche durch den zu geringen Durchmesser der Zelle in der Längsrichtung der Spindel erklärbar wären, habe ich nicht beobachtet. Trotzdem aber finden sich neben zahlreichen, von Anfang an gerade stehenden Kernfiguren auch genug solche, die in den ersten Phasen schief zur Längsachse der Zelle stehen. Zur Zeit aber, wenn die Ausbildung der Zellwand beginnt, stehen die Kernfiguren ausnahmslos so angeordnet, daß ihre Äquatorialebene einer Gleichgewichtslage der Berührungsfläche der beiden Tochterzellen entspricht. Die Teilungswand wird meistens nicht simultan gebildet. Ihre Ausbildung schreitet wenigstens in den breiteren Zellen gewöhnlich von der einen Seitenwand der Zelle ausgehend bis zur gegenüberliegenden Zellwand fort, wobei die Kernfigur längs der Berührungsflächen der Tochterzellen von einer Seite der Zelle zur andern hinübergleitet. Der Weg, den die Äquatorialebene der Kernfigur dabei zurückzulegen hat, ist in größeren plasmaarmen Zellen häufig nur durch eine scheinbar einheitliche Protoplasmahaut bezeichnet, welche zwei größere Vakuolen voneinander trennt.

Die anfängliche Schiefstellung der Kernfiguren wird auch hier auf die wechselnden Zug- und Druckverhältnisse im Gewebe zurückzuführen sein, welche in anderer Weise auch in der späteren Deformierung der Zellen, in der Verschiebung durch gleitendes Wachstum und dem frühzeitigen Auftreten von Intercellularräumen zum Ausdruck kommen. Wenn auch die neuen Teilungswände in ihrer Stellung genau der Gleichgewichtslage entsprechen, so sind doch meist schon die Außenwände einer Schwesterzellgruppe kaum weniger durch die Wachstumsverschiebungen verbogen, gewinkelt oder in schiefe Lage gerückt, als die Begrenzungswände der Urzellen. Es ist deshalb schwer, bei größeren Zellgruppen einer Reihe die genetische Zusammengehörigkeit der Zellen und die Reihenfolge der Teilungen direkt zu verfolgen. Da diese Unregelmäßigkeiten, die aber immer noch die Reihenbildung deutlich erkennen lassen, auf starke Zug- und Druckverschiedenheiten im Gewebe schließen lassen, so kann es nicht überraschen, daß auch Längsteilungen in einzelnen Reihenzellen auftreten. In der Reihe 1 der Fig. 8 sind gleich zwei Zellgruppen vorhanden, die auf eine Längsteilung zurückweisen. Immerhin ist die Häufigkeit der Längsteilungen gegenüber derjenigen der normalen Querteilungen auch hier sehr beschränkt und ihr Auftreten bedeutet keinerlei Durchbrechung der Regel von der isoklinen Teilung der Kerne, da sie einer Drehung des polar gebauten Kernes ihren Ursprung verdanken.

Anders ist das bei dem Auftreten einer Seitenwurzelanlage. Die Meristemzellen, welche den Anfang des seitlichen Organes darstellen, gehen aus Reihenzellen der dem Gefäßteil des Zentralzylinders benachbarten Rindenzellreihen hervor. Ich habe bei Benincasa cerifera keine Anhaltspunkte dafür gewinnen können, daß etwa diese Zellen von Anfang an durch besondere Beschaffenheit oder besonderes Verhalten sich von den übrigen Reihenzellen unterschieden. Den Anfang der Seitenwurzelanlage bildet eine innere Veränderung der betreffenden Reihenzellkomplexe, welche sich an gefärbten Präparaten durch die stärkere Färbbarkeit des Protoplasmas in der Zellgruppe bemerkbar macht und wohl zum Teil darin besteht, daß die Zellen ihr Plasma verdichten und mit Einschränkung der vorher vorhandenen großen Vakuolen, welche in andern Reihenzellen der Nachbarschaft oft fast das ganze Lumen der Zelle einnehmen, die Menge des Körnchenplasmas vermehren. Bald treten dann Kernteilungen und Zellteilungen ein, welche von Anfang an von dem bisherigen Teilungsmodus abweichen, indem die successiven Kernfiguren nicht isoklin, sondern gekreuzt stehen. Da auf diese Weise eine Teilung der Reihenzellen nach allen Richtungen des Raumes zustande kommt, so bildet sich bald eine nestartige Zellgruppe heraus, welche sich durch fortgesetzte Teilungen in gleicher Weise als das Scheitelmeristem der Seitenwurzel erweist.

Die Fig. 29 der Tafel II zeigt eine ziemlich junge Seitenwurzelanlage, welche nur wenig mehr als zwei Millimeter oberhalb der Initialengruppe des Scheitels einer Benincasawurzel aufgetreten war. In unmittelbarer Nachbarschaft einer jungen Gefäßgruppe g erscheint die Regelmäßigkeit der ursprünglichen Reihenanordnung erst durch wenige abweichende Zellteilungen unterbrochen. Hauptsächlich sind die Veränderungen zunächst noch auf zwei Zellreihen 2 und 3 beschränkt. Wohl zeigt auch die Reihe 1 bereits einige Längsteilungen. Dieselben können aber ebensogut auch ohne Zusammenhang mit der Wurzelanlage durch zufällige Ablenkung der Kernachse entstanden sein. In den Reihen 2 und 3 aber sehen wir in der mittleren Partie den Verband der Reihenzellen in zahlreiche kleine Zellen aufgelöst, in denen sich nun schnell aufeinanderfolgende Teilungen nach allen drei Richtungen des Raumes abspielen. In der Höhe des Buchstabens g ist in der zur Reihe 2 gehörigen Zellgruppe eine Zelle mit quergelagerter Kernfigur versehen. Die Zelle darunter enthält eine senkrecht zur Ebene der Zeichnung gestellte Spindel. An der Stelle, welche den beiden rechten Nachbarzellen der mit querliegender Kerntonne versehenen Zelle entspricht, lag in dem nächsten Schnitt der Mikrotomserie eine Zelle mit aufrechter Kernfigur. So haben wir hier in nächster Nachbarschaft alle Teilungsrichtungen unmittelbar

nebeneinander, und offenbar werden hier die Kernfiguren nicht erst durch äußere Einwirkung in die gekreuzte Lage gebracht. Sie nehmen von Anfang an die betreffende Stellung ein, welche dann auch die Stellung der Teilungswände und damit die ursprüngliche Gruppierung der Zellen beherrscht.

Ich hatte geglaubt, daß es möglich sein würde, für die Zellen der Seitenwurzelanlage den direkten Nachweis zu liefern, daß bei ihren Teilungen die Achse des Tochterkerns gekreuzt zur Mutterkernachse steht. Indessen folgen auch hier wie im Wurzelvegetationspunkt die Kern- und Zellteilungen so unregelmäßig aufeinander, daß bei dem gerade vorliegenden Stadium einer Kernteilung nicht mehr mit Sicherheit erkannt werden kann, welche Lage der Mutterkern hatte, von dem der sich teilende Kern abzuleiten ist. So müssen wir uns hier mit dem, wie mir scheint, recht hohen Grad der Wahrscheinlichkeit begnügen, den die Lage der Zellen und der Kernfiguren in dem in Fig. 29 dargestellten und in anderen ähnlichen Fällen dafür bietet, daß bei der Anlage einer Seitenwurzel der isokline Teilungsmodus des Kerns der betreffenden Reihenzellen spontan in den dekussierten Teilungsmodus übergeführt wird. Dieser Teilungsmodus bleibt in den Initialzellen der Gewebekomplexe dauernd erhalten. In den von dem Meristem abgegebenen Zellen aber tritt eine Differenzierung in der Weise ein, daß die schließlich resultierenden Urzellen der Reihen im Gewebe der Wurzel wiederum nur zu isoklinen Teilungen ihrer Kerne befähigt sind.

Die bald hervortretende Gesetzmäßigkeit in der Gewebe- und Zellanordnung der Seitenwurzeln ist oft genug studiert und beschrieben worden[1], so daß ich wohl der Mühe überhoben bin, direkt nachzuweisen, daß hier dieselben Verhältnisse auch hinsichtlich der Kernteilungen obwalten, welche oben für die Spitze der Hauptwurzel beschrieben worden sind.

Wenn uns die Untersuchung der Kernteilungsverhältnisse in der Wurzel zu dem Schlusse geführt hat, daß in dem Meristem der Wurzel eine dekussierte Stellung der successiven Kernachsen vorhanden ist, während die Zellen des Wurzelgewebes isokline Achsenlage der successiven Kerne besitzen, so läßt sich daraus ableiten, daß bei der Entstehung einer Wurzelgewebezelle aus der Initiale jedesmal eine Ungleichteilung stattfindet, daß die Tochterkerne, welche diese Kernteilung

---

[1] Vergl. z. B. Ed. Lanczewski in Ann. des sciences nat. Série V. t. 20. p. 208 f. — G. Karsten, Über die Anlage seitlicher Organe. Leipzig 1886. — Lemaire, in Ann. sc. nat. Série VII. t. 3. p. 163.

gebildet, physiologisch ungleichwertig sind, indem der eine die dekussierte Polarität der Meristemzellen bewahrt, während der andere isokline Polarität besitzt. Ein weiterer Wechsel der Polarität findet bei der Entstehung einer Seitenwurzelanlage statt, indem dort aus den mit isoklinpolaren Kernen versehenen Wurzelzellen zunächst wieder dekussiertpolare Meristemzellen gebildet werden.

Für die Dikotylen kommt neben der Anlage von seitlichen Organen noch die Tätigkeit des Cambiums als eine sekundäre Beeinflussung der Gewebebildung wesentlich in Betracht. Meine Versuche an meinem Material, die Entwicklung der Cambiumurzellen und ihr Verhalten in Bezug auf die Kernteilungsvorgänge vom Meristem ab durch die Teilungs- und Streckungszone der Achse lückenlos zu verfolgen, waren leider nicht von Erfolg begleitet, was bei der Schwierigkeit, die einzelnen schmalen Zellen und ihre gleichartigen Nachbarn in den Längsschnittserien durch mehrere Schnitte genau zu verfolgen, nicht wunderbar erscheinen kann. Ich kann also nicht sagen, ob etwa gewisse Zellen schon vom Meristem ab als Cambiumurzellen besonders organisiert in den Verband der entstehenden Bündel eintreten. Da wir aber sicher wissen, daß normale Reihenzellen des Rindengewebes bei der Peridermbildung oder den Markverbindungen als Interfascikular-Cambium eine der Tätigkeit der Cambiumzellen vollkommen gleiche Teilbarkeit spontan erlangen können, so können wir es dahingestellt sein lassen, ob etwa die Zellen des Fascikularcambiums ihre Fähigkeit zu vorwiegend tangentialen Längsteilungen schon aus dem Meristem der Achsenspitze mitgebracht haben oder ob ihnen die Natur der Cambiumzellen durch bestimmte von dem Entwicklungszustande und den Lebensvorgängen in der Pflanze abhängige Innenreize nachträglich erst aufgeprägt wird.

Wie die Orientierung des Kerns der Cambiumurzelle durch das lebende Protoplasma bewirkt wird, welche Konstellation der inneren und äußeren Bedingungen diesen Vorgang beherrscht, das bleibt zunächst eine ungelöste Frage. Im übrigen aber erscheint das Verhalten der einmal als Cambiumzellen ausgeprägten Elemente durch die Polarität des Zellkernes aufs beste erklärbar. Die Kernteilungen sind isoklin. Die Kernachse steht in der Radialebene quer zur Längsachse der Cambiumzelle. Die Äquatorialebene der Kernfigur steht annähernd tangential. Die fortgesetzt sich bildenden Tangentialwände entsprechen also der der Äquatorialebene nächstgelegenen Gleichgewichtslage. Der seitliche Zug, den die Cambiumzellen dadurch erfahren, daß der Zuwachs im Innern den ganzen Cambiumring erweitert, bewirkt eine Ablenkung der Kernachse von der normalen Lage. Sobald dieser Zug groß genug ist, um

in dem rechteckigen Querschnitt der Cambiumzelle die Äquatorialebene des Kerns über die Diagonalstellung hinaus der radialen Richtung zu nähern, muß eine Längsteilung der Cambiumzelle durch eine Radialwand erfolgen. Das diese Längsteilung begleitende Wachstum der Zellwände gleicht die Spannungsverhältnisse aus und führt die Kernachse in ihre normale Lage zurück.

Die Querlage des Zellkerns in den Cambiumzellen, welche zur Ausbildung von Längswänden führt, ist offenbar eine sehr labile Gleichgewichtslage, welche im Cambium selbst durch die dort herrschenden besonderen Umstände dauernd erhalten bleibt. Vielleicht spielt dabei der Umstand mit, daß der sich teilende Kern der Cambiumzellen nicht in der Mitte der Zelle, sondern dem einen der winkelig abschließenden Schmalenden der Zelle genähert liegt und daß die Teilungswand an dem einen Schmalende angelegt wird und dort frühzeitig mit der Mutterzellwand verwächst. Bei einer zentralen Stellung des sich teilenden Kerns würde schon eine geringe Ablenkung der Kernachse aus der Äquatorialebene der Kernfigur über die diagonale Lage hinausdrehen und damit zur Folge haben, daß die Berührungsfläche der Tochterzellen alsbald als nächstliegende Gleichgewichtslage die Querstellung einnehmen müßte. Dieser ersten Querteilung müßten aber, da ja die Kernfigur bei der Einnahme der Gleichgewichtslage mitgedreht wird, weitere Querteilungen folgen, wenn nicht die Zellteilungen sistiert werden oder wenn nicht besondere Umstände eine erneute Ablenkung der Kernachse herbeiführen. Man wird leicht erkennen, daß das Verhalten der aus dem Cambium hervorgehenden Holz- und Rindenelemente diesen Forderungen der Theorie vollkommen entspricht. Diese Zellen können noch ein oder einige Male längsgeteilt werden. Falls dann aber ihre spezielle Veranlagung nicht eine weitere Teilung überhaupt ausschließt, wie es bei Gefäßgliedern, Tracheiden und Holzfasern der Fall ist, so treten Querteilungen auf, denen das Holz- und Bastparenchym, die Kristallkammerfasern und ähnliche Elemente ihre Entstehung verdanken.

Übrigens kann auch in Zellen des Cambiumringes unter bestimmten Umständen ein solches Umkippen des isoklinen Kerns in eine zu Querteilungen führende Lage erfolgen. Die Cambiumzellen, welche sekundäre Markstrahlen erzeugen, sind in solcher Weise aus ehedem sich normal längsteilenden Zellen entstanden. Nur werden hier durch die besonderen Umstände, welche die Kernstellung im Cambium beherrschen, vielleicht lediglich durch den Zug der normal sich weiter teilenden Nachbarzellen nach dem Auftreten einiger Querwände in der Zelle die Kerne wieder in die radiale Stellung zurückgeführt. Die einreihigen Markstrahlen

zahlreicher Hölzer dürften meistens auf ein solches Verhalten einzelner Cambiumzellen zurückzuführen sein.

Die Wirkung seitlichen Zuges, welcher infolge des sekundären Dickenwachstums in den Geweben entsteht, und welcher die gelegentlichen radialen Längsteilungen der Cambiumzellen bedingt, kommt auch in den außerhalb des Cambiumringes gelegenen Elementen der Rinde zur Geltung. Parenchymatische Zellen der Außen- und Innenrinde und die Parenchymzellen der extracambialen Markstrahlen[1] werden zu einem Wachstum in tangentialer Richtung veranlaßt, und ihre isoklinen Zellkerne teilen sich nunmehr fast ausschließlich durch Radialwände, weil ihre Kernachsen von ihrer ursprünglichen Lage in die Richtung des mechanischen Zuges abgelenkt worden sind.

Ich muß mich hier damit begnügen, mehr skizzenhaft diese anatomischen Verhältnisse und ihr Zustandekommen unter der Mitwirkung des polar organisierten Kernes zu berühren. Die Literatur ist ja an Arbeiten, welche das anatomische Verhalten der Zellen und Zellverbände in den Achsen beschreibend konstatieren, nicht arm. Ich bin bisher nicht auf Fälle gestoßen, in denen die Zellteilungsfolge und Zellanordnung im Gewebeverbande einer Erklärung unter der Annahme eines polarisierten Kernes direkt unzugänglich gewesen wären, wenn ja auch sonst gar mancher Schritt in der Gewebedifferenzierung vor der Hand völlig unerklärt bleibt.

V.

Ein Beispiel auffälliger Querwandstellung in sich teilenden Zellen, welches bisher allen Erklärungsversuchen getrotzt hat, bieten die Rhizoiden der Laubmoose und die ihnen entsprechenden unterirdischen Teile des Protonemas dar. Die Rhizoidfäden haben ein ausgesprochenes Spitzenwachstum und in der Plasmaansammlung hinter der fortwachsenden Spitze wird die Teilungswand nicht quer, sondern schief zur Fadenachse und damit auch schief zur Richtung des intensivsten Wachstums angelegt und ausgebildet. Auch dem Sachs'schen Gesetz der rechtwinkeligen Schneidung gehorcht die Teilungswand der Protonemafäden nicht immer. Der von De Wildeman[2] aufgestellten Behauptung, daß die schiefen Teilungswände der Rhizoidfäden ursprünglich immer als doppeltgebogene Platte angelegt werden und rechtwinkelig ansetzen und daß ein schiefwinkeliger Ansatz der Teilungswand immer erst sekundär

[1] Vergl. Koeppen, Über das Verhalten der Rinde unserer Laubbäume während der Tätigkeit des Verdickungsringes. Berliner Dissertation 1889.

[2] Études sur l'attache des cloisons cellulaires. Bruxelles 1893.

durch Wachstumsverschiebungen entstanden sei, stehen andere Beobachtungen entgegen, nach denen der Wandansatz von Anfang an schiefwinkelig erfolgen kann. Aus eigenen Untersuchungen habe ich die gleiche Anschauung gewonnen. De Wildemans Figuren, wie z. B. die Figuren 4, 5, 6 seiner Tafel I, sind übrigens ganz wohl als ein Beweis für Ursprünglichkeit des schiefen Wandansatzes zu verwenden. Bei dem ausgesprochenen Spitzenwachstum der Rhizoidfäden ist auch eine nachträgliche Verschiebung der einmal mit der Außenwand fest verbundenen Teilungswand recht unwahrscheinlich. Um übrigens die Schiefstellung der Teilungswände mit dem Errera'schen Prinzip in Einklang zu bringen, muß De Wildeman die Annahme machen, daß die Zellwand hier direkt als doppeltgebogene Platte angelegt wird. Diese Annahme stimmt aber schlecht überein mit Erreras Voraussetzung, daß die junge Zellwand ursprünglich einer Flüssigkeitslamelle vergleichbar sei, und der Erklärungsversuch De Wildemans erinnert stark an die Epicykeln der Astronomen vor Kepler. Die Teilungswand nimmt keine Gleichgewichtslage nach den Plateau'schen Regeln ein, die ihr nächstliegende Gleichgewichtslage ist offenbar die Querstellung senkrecht zur Längsachse des Fadens.

Die biologische Bedeutung der auffälligen Erscheinung glaubt man in der Erleichterung des Stoffverkehrs von Zelle zu Zelle durch Vergrößerung der Berührungsflächen erblicken zu dürfen. Da in letzter Zeit von Goebel[1] eine eingehende Darstellung der in Betracht kommenden Verhältnisse gegeben worden ist, in welcher auch die bisher über die auffällige Tatsache aufgestellten Anschauungen diskutiert sind, so kann ich mich hier zur Orientierung des Lesers mit dem Hinweis auf diese Ausführungen und mit der Konstatierung begnügen, daß eine ursächliche mechanische Erklärung für die auffällige Abweichung von der sonst die Querwandstellung beherrschenden Regel bisher nicht existiert.

Wenn wir eine entwicklungsmechanische Erklärung für die Erscheinung gewinnen wollen, so ist es in erster Linie für uns von Interesse, das direkte Verhalten des Zellkerns bei der Anlegung der schiefen Querwände zu prüfen und daraus zu ersehen, ob auch hier etwa die Polarität des Zellkerns eine Rolle spielt. Gegenüber dem Studium des Verhaltens der Zellkerne im Gewebeverbande der Gefäßpflanzen bietet die Untersuchung der Laubmoosrhizoiden den großen Vorteil, daß man die Vorgänge bei den Zellteilungen am lebenden Objekt direkt beobachten kann.

[1] Goebel, Organographie p. 340 f.

Man erhält leicht brauchbare Präparate, wenn man Teilstücke von rhizoidbildenden Moosstämmen in einem Wassertropfen unter großem Deckglas kultiviert. Um das Schwinden des Wassers durch Verdunstung zu hindern, wird der Deckglasrand mit Vaselin umgeben. Es bilden sich meist aus gewissen Oberflächenzellen, die bisweilen in der Achselregion der Blätter gehäuft auftreten, Rhizoiden aus, deren fortwachsende Spitzenzelle zunächst ungefärbte Wände besitzt und deshalb die direkte Beobachtung der Kernteilungsvorgänge und der damit im Zusammenhang stehenden Querwandbildung gestattet. Das wichtigste Ergebnis zahlreicher Beobachtungen scheint mir zu sein, daß der Zellkern von dem Augenblick an, wo seine Polarität bei der beginnenden Karyokinese erkennbar wird, seine Lage unverändert behält bis zur fertigen Ausbildung der Querwand. Irgend eine Wirkung der Spannungsverhältnisse in der jungen Wand, wie sie von De Wildeman angenommen wird, ist bei dem Zustandekommen der Schiefstellung gänzlich ausgeschlossen, noch bevor eine erste Andeutung der Querwandbildung auftritt, ist bereits die Lage der Teilungsebene durch die Stellung der Kernfigur bestimmt. Und auch noch in späteren Stadien, wenn bereits eine deutliche Kernplatte gebildet worden ist, ja selbst, wenn die letztere scheinbar die Außenwand des Rhizoidfadens bereits erreicht, gelang es mir, durch Plasmolyse den Plasmainhalt aus der Rhizoidspitze zurücktreten zu lassen, wobei die Kernfigur und die Querwandanlage mit dem umgebenden Protoplasma einfach längs der Fadenachse nach rückwärts gezogen wurden.

Es ergibt sich also, daß die Lage der Kernspindel auch in den Rhizoiden der Moose die Stellung der Querwandanlage bedingt. Die nachträgliche Verschiebung der Tochterzellen in der Berührungsfläche, welche sonst in den normalen Fällen die Überführung einer schiefangelegten Teilungsebene in die Gleichgewichtslage bewirkt, kommt aber hier nicht zur Ausführung, und deshalb hat auch die fertige Querwand noch die schiefe Stellung, die ihre erste Anlage von der Lage der Kernplatte übernommen hat. Nur an dem oberen und unteren Rande der schräg aufsteigenden Querwand macht sich meistens die physikalisch bedingte Ausgleichsbewegung der beiden Tochterprotoplasten dadurch bemerkbar, daß die sonst geradlinige Fläche der Querwand dort in die Richtung gegen die Gleichgewichtslage hin mehr oder minder weit umgebogen wird, so daß sie eine doppeltgebogene „sohlenförmige“ Gestalt annimmt und sich unter weniger spitzem Winkel, oft annähernd rechtwinkelig an die Mutterzellwand anschließt.

Die so häufig anzutreffende doppelt gebogene Fläche der Querwand in den Moosrhizoiden erweist sich ihrer Form nach als eine Über-

gangsfläche zwischen der schiefgestellten und der geraden Ebene, welche dann zustande kommen muß, wenn die Verschiebbarkeit der Flächenteile in der Peripherie und in der Flächenmitte ungleich ist. Man kann solche Übergangsflächen leicht experimentell herstellen. Man füllt zu dem Zwecke in ein Reagenzglas eine schwach syrupdicke Lösung von Gummi arabicum einige Zentimeter hoch ein und gießt vorsichtig über dieselbe eine ebenso hohe Schichte von Kanadabalsam in Toluol gelöst, welcher annähernd die gleiche Konsistenz besitzt, wie die Gummilösung. Neigt man, nachdem die Berührungsfläche der beiden sich nicht mischenden Flüssigkeiten in dem aufrecht stehenden Reagenzglas zur Ruhe gekommen ist, das letztere plötzlich um etwa 45 Grad, so geht die ebene Berührungsfläche der Flüssigkeiten in eine zweifach gekrümmte Fläche über, welche in ihrer Form ganz der bei Moosrhizoiden gewöhnlichen Querwandfläche entspricht. Erst allmählich und zwar je nach der

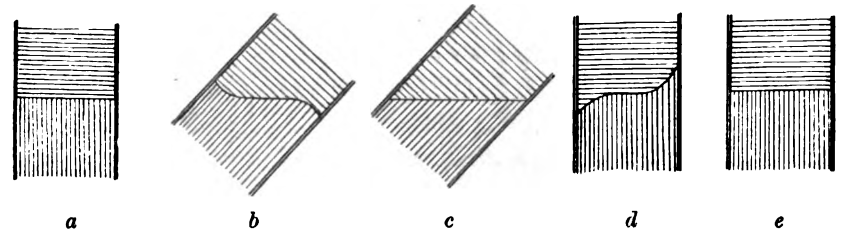


Fig. 9. Schematische Darstellung der Berührungsfläche zweier an die Gefäßwand adhärierenden Flüssigkeiten in verschiedenen Lagen und der bei der Lagenänderung durchlaufenen Übergangsflächen.

Konsistenz der Lösungen und dem Grade ihrer Adhäsion an die Glaswand in verschieden langen Zeiträumen wird diese Übergangsfläche in die horizontale Ebene übergeführt, welche in der neuen Lage des Reagenzglases schief zu der Längsachse desselben steht. In der schematischen Fig. 9 ist die Ruhelage der Berührungsfläche in a und e bei vertikaler, in c bei schräger Stellung des Glases dargestellt; b ist eine Übergangsfläche, die nach der Schrägstellung des Glases zwischen beiden Ruhelagen durchlaufen wird. Die physikalischen Bedingungen für das Zustandekommen dieser Übergangslage sind klar. Die Schwerkraft erteilt in dem geneigten Glase den Flüssigkeitsteilchen den gleichen Impuls zur Lagenänderung zur Aufsuchung der neuen Gleichgewichtslage. Der dazu nötigen Bewegung widerstrebt im Innern der Flüssigkeit allein die Kohäsion der Teilchen, in den Randpartien summiert sich damit die Adhäsion der Flüssigkeitsteilchen an der Glaswand. Es muß folglich der Widerstand im Innern der Flüssigkeit leichter d. i. schneller

überwunden werden: die mittlere Partie der Berührungsfläche eilt also in der Bewegung gegen die neue Ruhelage voraus. Dasselbe findet statt, wenn die Berührungsfläche bei Wiederaufrichtung des Glases aus der neuen Ruhelage in die erste Stellung übergeführt wird; wir sehen dementsprechend nunmehr eine Fläche von der in d schematisch dargestellten Form auftreten. Denken wir uns die physikalischen Bedingungen verändert, nehmen wir an, daß die Verschiebbarkeit der Flüssigkeitsteile im Innern der Flüssigkeit größerem Widerstande begegnet als in der Peripherie, so müssen auch die peripherischen Teile der Berührungsfläche in der Bewegung vorauseilen. Wir müssen dann also bei dem Übergang aus der Ruhelage a nach c Übergangsflächen von der Form d auftreten sehen und ebenso bei der Umwandlung der zur Achse des Glases geneigten Fläche in die geraden Übergangsflächen von der Form b. Das letztere entspricht genau dem Verhalten der Querwände in den Moosrhizoiden; indem aber dort die neugebildete Wand sich an die Mutterzellwand ansetzt und mit ihr verwächst, wird eine Fortführung der in der Peripherie angebahnten Bewegung zur Aufsuchung der Gleichgewichtslage unmöglich gemacht und damit die Übergangsfläche dauernd fixiert. Der Grund, weswegen die Teilungswände in der von der Kernspindel induzierten Schrägstellung verharren, ist also in dem Widerstand zu suchen, den die inneren Plasmateile der Verschiebung entgegenstellen, mit andern Worten: in der Konsistenz des Kernmaterials und des ihn umhüllenden Protoplasmas [1]. Diese Konsistenz stellt in den Zellen der Moose eine variable innere Bedingung im Sinne von Klebs [2] dar. Sie ist von äußeren Umständen abhängig. In den Zellen der oberirdischen grünen Protonemateile ist sie derart, daß die Verschiebung der Tochterprotoplasten zur Aufsuchung der Gleichgewichtslage nicht oder nur ausnahmsweise verhindert wird. Wir haben also hier ein schönes Beispiel dafür, daß eine durch äußere Einwirkungen beeinflußbare innere Bedingung direkt den nachweisbaren mechanischen Grund für eine auffallende morphologische Eigenschaft bildet.

---

[1] Daß auch ein umgekehrtes und dem Flüssigkeitsexperiment direkt entsprechendes Verhalten des Zellinhaltes in Pflanzenzellen wenigstens unter abnormen Verhältnissen möglich ist, scheint mir aus einer von v. Wasielewski in Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botanik. XXXVIII. Taf. VII Fig. 18 gegebenen Figur hervorzugehen. Dort ist eine Wurzelzelle von Vicia Faba gezeichnet, in welcher sich nach voraufgegangener amitotischer Kernteilung eine im Sinne der Fig. b doppelt gekrümmte Teilungswand gebildet hat. Die Retardierung der Peripherie der Berührungsfläche bei der Ausgleichsbewegung dürfte wohl mit dem Umstande in Zusammenhang stehen, daß die Zellwand hier zuerst am Rande und in Verbindung mit der Mutterzellmembran als Diaphragma angelegt wird.

[2] Klebs, Über Probleme der Entwicklung. Biolog. Centralbl. Bd. XXIV B. 1904.

Mit diesem Nachweis ist indes erst die eine Seite des in der Schiefstellung der Querwände bei den Moosrhizoiden gegebenen Problems erledigt. Die schief angelegte Querwand wird an der nachträglichen Geradstellung durch die Konsistenz des Zellinhaltes verhindert. Worauf ist nun aber die Schiefstellung der ersten Anlage oder, was das Gleiche bedeutet, die ursprüngliche Schiefstellung der Kernachse zurückzuführen?

Alle Beobachter sind darüber einig, daß die Kernspindel, auf deren Entwicklung eine schiefe Querwand folgt, von Anfang an eine schiefe Stellung einnimmt. Meine eigenen Beobachtungen an lebenden Rhizoiden während der Kern- und Zellteilung ergaben das gleiche Resultat. Diese Stellung der Kernfigur läßt sich nun offenbar nicht aus den Regeln ableiten, welche die Lage des Kerns auf die Eigenschaften des Protoplasmas zurückführen wollen. Die Achse der Kernfigur ist nicht in der Richtung der größten Plasmaansammlung orientiert, sie müßte sonst immer in der Längsachse der Zelle stehen. Wollte man annehmen, daß die Stellung der Kernfigur sich aus der Lage einer Zone geringsten Widerstandes im Protoplasma erklärt, so würde diese Zone geringsten Widerstandes von der Konfiguration des Zellenplasmas gänzlich unabhängig sein und ihre Lage bei fast jedem Teilungsschritt in gänzlich zufälliger Weise ändern müssen. Wir hätten damit keine Erklärung, sondern nur eine Umschreibung der sichtbaren Tatsachen gewonnen.

Versuchen wir nun auf Grund der Hypothese von der Polarität der Zellkerne eine Deutung der Beobachtungstatsachen zu gewinnen. Ich will dabei ausgehen von dem Verhalten der Zellkerne in anderen Anhangsorganen des Moosstämmchens, in den Blättern. Die Blattentwicklung der Laubmoose ist oft und eingehend studiert worden[1]. Es hat sich dabei gezeigt, daß, abgesehen von vereinzelten Ausnahmen, da, wo das erwachsene Blatt eine einfache Zellfläche bildet, an der Blattanlage eine Scheitelzelle mit nahezu rechtwinkeliger Innenkante vorhanden ist, welche abwechselnd nach zwei gegenüberliegenden Seiten Segmente abgibt. Die Kernteilungen in der Scheitelzelle erfolgen hier also mit gekreuzter Lage der successiven Kernachsen. In den Segmenten treten in der Regel alsbald Ungleichteilungen ein, welche innere Zellen und Randzellen abtrennen, in denen dann, wie es scheint, bei isokliner Kernlage unter dem Einfluß von Wachstumsreizen abwechselnde Längs- und Querteilungen die Flächenvergrößerung des Segmentes begleiten. Zwischen Blättern und Rhizoiden existieren nun gewisse Übergangsbildungen.

[1] Vergl. z. B. Nägeli, Wachstumsgeschichte der Laub- und Lebermoose. — Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen. — Leitgeb, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane.

Abgesehen davon, daß Blattzellen zu Rhizoiden auswachsen können, hat Goebel[1] gezeigt, daß die Paraphyllien von Hypnum splendens zu betrachten sind als Protonemaäste begrenzten Wachstums, die teilweise eine der der Blätter analoge Wachstums- und Ausbildungsweise erlangt haben. Diese Paraphyllien wachsen an ihrer Spitze mit zweischneidiger Scheitelzelle, also mit dekussierter Kernfolge, und es kommt bei ihnen vor, daß die Querwände in der fadenförmig werdenden Scheitelzelle nicht mehr aufeinandertreffen und dann dieselbe schiefe Stellung zur Längsrichtung der Fadenzelle annehmen, wie sie in den Rhizoiden die Regel bildet. Ebensowohl als diesen Gebilden kann aber wohl auch den Rhizoiden selber eine dekussierte Kernteilungsfolge zugesprochen werden, wenn anders die Tatsachen damit in Einklang gebracht werden können. Nun scheint gegen eine solche Annahme zunächst der Umstand zu sprechen, daß die Rhizoiden nicht die regelmäßige Abwechslung der rechtsschiefen und linksschiefen Querwände zeigen, welche bei dekussierter Kernteilungfolge zu erwarten wäre. Indessen ist zu erwägen, daß auch die Teilungen in der Spitzenzelle des Rhizoidfadens nicht so unmittelbar aufeinanderfolgen als in der Scheitelzelle eines Blattes. In dieser liegt der Kern ganz in dichtes Plasma eingehüllt, vor jeder zufälligen Lagenänderung bewahrt. Das geringe Wachstum der Scheitelzelle zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen kann kaum als Grund für merkliche Umlagerungen im Zellinnern in Betracht kommen. Die Blattspitze ist in ihrer Knospenlage gegen äußere Einflüsse geschützt. Anders in der Spitzenzelle des Rhizoids, dort vergrößert ein intensives Wachstum die Zelle zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen um ein Beträchtliches; indem sich im rückwärts gelegenen Teil der Zelle Vakuolen ausbilden, wird der Zellkern mit dem ihn umhüllenden Protoplasma gegen die wachsend vordringende Spitze verschoben. Die äußere Umgebung setzt dem Rhizoid Hindernisse entgegen, die Spitzenzelle ist mechanischen Einwirkungen und mancherlei ungleichseitig wirkenden Reizen ausgesetzt, die Verschiebungen und Umlagerungen bewirken können. So kann es nicht besonders auffällig erscheinen, wenn der Zellkern, aus seiner ursprünglichen Lage verrückt, die regelmäßigen räumlichen Beziehungen zu der Achsenlage seines Mutterkerns nicht mehr erkennen läßt, und wenn selbst zufällig einmal statt der schiefen eine gerade oder nahezu gerade Wand gefunden wird. Und noch ein Moment scheint mir nicht selten eine Bedeutung für die Lage der Kernachse in den Moosrhizoiden zu besitzen: die Raumverhältnisse in der Spitzenzelle. In zahlreichen Bei-

[1] Goebel, Organographie, p. 365 f.

spielen verschmälern sich die Spitzenzellen der Rhizoiden mehr und mehr, und es wird dabei schließlich ein Minimum des Zellquerdurchmessers erreicht, welches für eine schiefgestellte Kernspindel keinen Raum mehr bietet; die Kernfigur wird dadurch gewaltsam in eine aufrechte Stellung gezwungen, gleichviel welche Lage die Kernpole vor dem Teilungsprozeß gehabt haben mögen. Dementsprechend geht die schiefe Stellung der Wände in den dünnen Endfäden eines Rhizoidensystems mehr und mehr in die Querstellung über.

Man könnte die Frage erheben, ob nicht die Einwirkungen äußerer Faktoren auf die Lage der Kernachse zur Erklärung der ursprünglichen Schiefstellung der Kernspindel auch ausreichen würden, wenn die Kerne isoklinpolar gebaut wären. Die Möglichkeit ist gewiß vorhanden, aber abgesehen von den Übergangsbildungen der Paraphyllien scheint mir für dekussiertpolare Kerne in den Laubmoosrhizoiden noch eine andere Beobachtung sehr gewichtig zu sprechen.

Die geforderte Regelmäßigkeit in der Aufeinanderfolge rechtsschiefer und linksschiefer Querwände wird nämlich in den Rhizoiden nicht unter allen Umständen aufgehoben, sondern es gibt eine ganz beträchtliche Zahl von Beispielen, in denen unter günstigen Verhältnissen ungestört sich entwickelnde Verzweigungssysteme von Moosprotonema und Moosrhizoiden der Forderung entsprechen. Als ein bereits bekanntes und wohl beschriebenes Beispiel kann ich die Ephemeropsis tjibodensis anführen. Dieses interessante Moos wurde zuerst von Goebel[1] entdeckt, der es 1885 im Urwalde bei Tjibodes steril sammelte und in den Buitenzorger Annalen Beschreibungen und Abbildungen der merkwürdigen Vegetations- und Gestaltungsverhältnisse gab. Später fand Fleischer an dem gleichen Standort fruktifizierende Exemplare der Ephemeropsis und gab danach eine systematische Beschreibung und Abbildung der ganzen Pflanze. Fleischer[2] gibt in seiner Arbeit an, daß das Moos bisher nur von dem einzigen Standort am Gedeh auf Java bekannt sei, daß es aber wohl weiter verbreitet und wegen seines algenähnlichen Habitus übersehen worden sei. Ich kann diese Vermutung bestätigen, ich sah die Ephemeropsis an verschiedenen Stellen in den Gebirgswäldern am Oberlauf des Musistromes auf Sumatra und brachte auch Belegexemplare von dort mit.

Was für unsere Frage in Betracht kommt, ist einmal die von Goebel[3] mitgeteilte Beobachtung, daß bei Ephemeropsis das erste Blatt der am

[1] Ann. du jardin bot. de Buitenzorg, Bd. VII, p. 66 f.
[2] Ebendort, 2. ser, Bd. II, p. 68 f.
[3] Goebel, Die einfachste Form der Moose. Flora 1892. Ergänzungsbd. p. 100.

Protonema auftretenden Stammknospen eine Mittelform zwischen Blatt und Protonemafaden darstellt, und ferner der Umstand, daß die Verzweigung gewisser Abschnitte des Protonemas in ihrer Regelmäßigkeit der Annahme einer dekussierten Lage der successiven Kernspindeln entspricht. Das in Goebels Organographie gegebene Habitusbild des Protonemas[1] läßt diese Regelmäßigkeit deutlich erkennen, sie tritt besonders in den Seitenzweigen der am Rücken des Hauptfadens entspringenden Kurztriebe hervor. Ein solcher Seitenzweig ist in der nebenstehenden Fig. 10 dargestellt, die ich mit der Camera nach der Natur gezeichnet habe. Der Hauptfaden des Systems zeigt bei 1—6 regelmäßig abwechselnd rechtsschiefe und linksschiefe Querwände. Die letzte Wand 7 steht annähernd gerade. Der regelmäßige Wechsel der Querwandstellung findet sich auch in den Seitenästen in gleicher Weise,

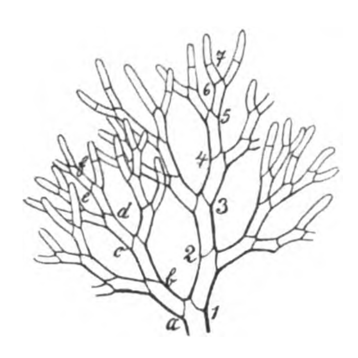


Fig. 10. Protonemablatt von Ephemeropsis tjibodensis Goebel. 1—7 die successiven Querwände im Hauptfaden. *a—f* dieselben in einem Seitenast.

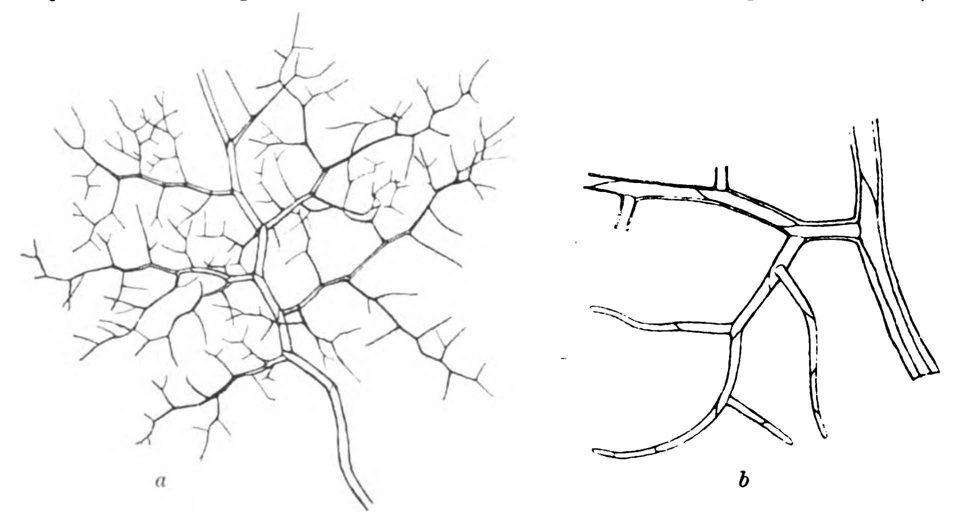


Fig. 11. Verzweigungssystem eines Rhizoidenstranges am Rhizom von Trachyloma indicum. *a* 55:1, *b* 210:1.

so z. B. in dem links unten entspringenden Aste bei a—f. Daß auch hier gelegentlich Abweichungen in der Querwandstellung und in der damit

[1] Goebel, Organographie, p. 342.

zusammenhängenden Aststellung vorkommen, bedarf wohl keiner besonderen Erwähnung, sie können durch die Verschiebbarkeit der polaren Kerne im Zellenplasma erklärt werden. Die als Norm auftretende Regelmäßigkeit aber scheint mir für eine dekussierte Stellung der successiven Kernachsen zu sprechen. Der strikte Beweis dafür kann selbstverständlich auch hier nur von der direkten Beobachtung des Verhaltens der Kerne bei der Teilung erwartet werden. Das Beispiel regelmäßiger Wand- und Zweigstellung bei den Seitenzweigen des Protonemas von Ephemeropsis bildet nun durchaus keinen vereinzelt stehenden Fall, ich fand gleiches Verhalten in dem Rhizoidenfilz mehrerer daraufhin untersuchter tropischer Moose, und es wird vermutlich auch bei einheimischen Laubmoosen nicht gänzlich fehlen. Ich begnüge mich mit der Anführung eines weiteren Falles. Fig. 11 stellt das Verzweigungssystem eines Rhizoidenstranges des schönen Trachyloma indicum dar, welches in den Regenwäldern der malaiischen Inseln überall an den Stämmen der Urwaldbäume farnwedelartige Laubsproßsysteme entwickelt. Die Abbildung a zeigt die regelmäßig abwechselnd zweizeilige Anordnung der Rhizoidäste an dem Hauptfaden. Die bei stärkerer Vergrößerung gezeichnete Abbildung b läßt die Beziehungen zwischen der Astbildung und der Querwandstellung erkennen, welche zu dem Rückschluß berechtigt, daß auch hier die successiven Kerne in dekussierter Achsenstellung in die Kernteilung eintreten.

VI.

Zur Erklärung einer Besonderheit in der Gewebebildung wird man immer die Hypothese von der Polarität des Zellkerns mit vollem Recht nur dann herbeiziehen können, wenn das Verhalten der Zellkerne bei der Teilung und die Beziehungen zwischen der ursprünglichen Orientierung der Kernfigur und der definitiven Stellung der Teilungswand vollkommen bekannt sind. Ich habe den Versuch, die Kern- und Zellteilungsvorgänge durch alle Phasen in Bezug auf die hier maßgebenden Gesichtspunkte genau zu verfolgen, noch bei verschiedenen Objekten gemacht. Die Schwierigkeit, ein geeignetes Material in allen nötigen Stadien in genügender Menge zu beschaffen, und vor allen Dingen die Beschränkung der mir zur Verfügung stehenden Arbeitszeit ließen mich nicht immer zum Ziele gelangen. Um nun den Abschluß meiner Arbeit nicht zu weit hinauszuschieben, schien es mir geraten, auf weitere im einzelnen durchgeführte Beispiele zu verzichten und mich zu begnügen mit dem Hinweis auf eine Anzahl von Fällen, in denen die Zellteilungsfolge und die Richtung der Teilungswände den Einfluß einer Kernpolarität wahr-

scheinlich machen bei denen also der Verlauf des Entwicklungsgeschehens, soweit derselbe in der Richtung der auftretenden Teilungswände zum Ausdruck kommt, in der Hypothese von der Polarität des Zellkerns eine mechanische Erklärung findet.

Als Grundlage für diese Erörterungen sind nur solche Fälle verwendbar, in denen das Entwicklungsgeschehen wenigstens in Beziehung auf die Zellteilungsfolge durch eingehende Untersuchungen vollkommen klargelegt ist. Arbeiten, welche die Aufklärung der Zellteilungsfolge in bestimmten Organen zum Gegenstand haben, sind in der botanischen Literatur nicht selten, sie stammen aber meistens aus einer älteren Periode, besonders aus der Zeit, als der Streit um die Scheitelzelle die Gemüter bewegte. In der Gegenwart stehen derartige Arbeiten sehr niedrig im Kurs. Das habe ich genugsam mit meinen Arbeiten erfahren, in denen ich die Zellteilungsfolge der Characeen [1] in mühsamen Spezialuntersuchungen festzustellen suchte, um eine sichere Grundlage für entwicklungsmechanische Studien zu gewinnen. Ich halte es deshalb nicht für opportun, meine Untersuchungen über die Characeen hier erneut zum Gegenstand der Erörterung zu machen. Vielleicht werde ich an anderer Stelle darauf zurückkommen müssen. Wer den entwicklungsmechanischen Fragen, welche diese Arbeit anregen soll, speziellere Aufmerksamkeit zuwendet, wird ohnedies leicht aus meinen Angaben über das tatsächliche Verhalten der aufeinanderfolgenden Zellgenerationen den Einfluß der Ungleichteilungen [2] auf den Polaritätszustand der Teilkerne und die Bedeutung des letzteren für die Anlage und gegenseitige Beziehung der Organe herauslesen. Daß nirgends in den Teilungsschritten blinder Zufall, sondern überall strenge Gesetzmäßigkeit aus innern Ursachen die Zellteilungsfolge und die Organbildung beherrscht, glaube ich, durch die Verfolgung der Entwicklungsvorgänge in den Sproßknoten der Characeen gezeigt zu haben, und diese Tatsache, der man für die Entwicklungsmechanik wohl eine gewisse generelle Bedeutung nicht ganz absprechen kann, war meines Erachtens nur dadurch sicher zu stellen, daß ich die Mühe nicht scheute, das alles Zelle für Zelle zu behandeln, ohne darauf Rücksicht zu nehmen, ob die Ergebnisse gerade für die Algenkunde von prinzipieller Bedeutung sein würden [3].

Ich stütze mich also im Folgenden hauptsächlich auf die Untersuchungsresultate älterer Autoren, denen die Sorgfalt und Genauigkeit

[1] Giesenhagen, Untersuchungen über die Characeen. Marburg 1902.

[2] Über das Verhalten der Kerne; dabei möge man die Arbeit von Debski in Pringsh. Jahrb. f. w. Botanik. Bd. XXXII. 1898 p. 635 vergleichen.

[3] Vergl. Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen, p. 331.

im Eingehen auf die Einzelheiten der Zellteilungsschritte noch als lobenswerte Forschertätigkeit angerechnet zu werden pflegt.

Das Scheitelwachstum der Achsen der Gefäßkryptogamen ist schon früh zum Gegenstand eingehender Untersuchungen gemacht worden und wir besitzen in der Literatur eine Reihe von geradezu klassischen Arbeiten, in denen die Zellteilungsfolge in Sproß- und Wurzelscheiteln bis ins einzelne vollkommen sichergestellt worden ist. Ich will einen einzelnen Fall herausgreifen, das Scheitelwachstum der Wurzeln mit dreiseitiger Scheitelzelle. Die Scheitelzelle ist eine dreiseitige Pyramide mit konvexer Grundfläche. In derselben vollziehen sich in regelmäßiger Aufeinanderfolge Zellteilungen in der Weise, daß die neue Teilungswand jedesmal der ältesten der vorhandenen Wandflächen parallel ein tafelförmiges Segment abschneidet. Ausnahmen von dieser Regel finden sich nur insofern, als bisweilen außerhalb der Reihenfolge eine der konvexen Grundfläche parallele Wand auftritt. Daß aber unmittelbar hintereinander zwei gleichgerichtete Wände auftreten, ist nicht beobachtet worden. Suchen wir aus dieser Zellteilungsfolge das nicht direkt beobachtete Verhalten des Zellkerns zu rekonstruieren, so ist zunächst zu beachten, daß wir es mit Ungleichteilungen zu tun haben. Die eine Tochterzelle bleibt stets als Scheitelzelle erhalten, die andere wird zur Segmentzelle, die von der ersteren in Form, Größe und fernerem Verhalten verschieden ist. Die Scheitelzelle ist eine regelmäßige Pyramide. Demnach kann weder die Richtung der größten Plasmaansammlung noch die dem Gesetz der rechtwinkeligen Schneidung entsprechende Gleichgewichtslage der Teilungswand, deren es mindestens immer drei gleiche gibt, die regelmäßige Reihenfolge der Segmente bedingen. Das Wachstum der Scheitelzelle erfolgt allseitig gleichmäßig, die Winkel der Seitenkanten weisen in allen Stadien, soweit bekannt, annähernd gleiche Größe auf, es kann also auch nicht eine Beziehung zwischen der Richtung des Wachstums und der Wandstellung zur Erklärung herangezogen werden. Nehmen wir an, daß der Kern polar gebaut ist, und zwar mit dekussierter Stellung der successiven Kernachsen, so erklärt sich leicht, warum eine unmittelbare Folge zweier paralleler Wände ausgeschlossen ist. Wenn die successiven Kernachsen rechtwinkelig gekreuzt sind, so ist der Kern der Scheitelzelle immer so orientiert, daß seine Achse in eine durch den Mittelpunkt der Zelle gedachte, zu der jüngst entstandenen Teilungswand parallele Ebene fällt. Seine Äquatorialebene steht also senkrecht auf der jüngsten Segmentwand, und dementsprechend kann die ihr nächstliegende Gleichgewichtslage niemals die Lage parallel zur jüngsten Wand sein. Welche von den drei übrigen Gleichgewichtslagen die bevorzugte ist, das hängt

in jedem Fall von der Stellung ab, welche die Kernachse in der Ebene parallel zur jüngsten Wand einnimmt. Und diese Stellung ändert sich offenbar mit jedem Teilungsschritt in gesetzmäßiger Weise, da die Kernfigur bei der Aufsuchung der Gleichgewichtslage durch die Plasmakörper der Tochterzellen um ein bestimmtes Stück verschoben und gedreht wird. Es ist auch wohl möglich, daß die Ebene, in welche die Tochterkernachse fällt, nicht genau senkrecht zur Mutterkernachse und also nicht parallel, sondern unter spitzem Winkel geneigt zur jüngsten Teilungswand steht, und daß dadurch die Reihenfolge der Segmente bestimmt wird. Und endlich wird auch der Umstand, daß die bei der Teilung entstehenden beiden Tochterzellen ungleich begabt und ungleich groß sind, bei der Bestimmung der Reihenfolge der Segmente wohl eine Rolle spielen müssen. Die Wirksamkeit dieser Faktoren im einzelnen zu verfolgen kann aber nur gelingen, wenn man das Verhalten der Kerne bei den successiven Teilungsschritten genau kennt.

In den Segmenten, welche von der Scheitelzelle abgeschnitten wurden, erfolgt die weitere Teilung gleichfalls nach bestimmten Regeln, die sich zum Teil auch auf die Polarität der Zellkerne zurückführen lassen dürften. Am übersichtlichsten liegen die Verhältnisse in der sogenannten Kappenzelle, welche an der gewölbten Grundfläche der Scheitelzelle abgeschnitten und zur Wurzelhaube hinzugefügt wird. Das weitere Verhalten dieser Kappen ist unter anderem bereits von Hanstein und später von Nägeli und Leitgeb[1] eingehend studiert und beschrieben worden. Im wesentlichen ergibt sich folgendes: Die Kappenzelle ist ursprünglich eine plankonvexe Platte von sphärisch dreieckigem Umriß, sie wächst aber mit der Vergrößerung des Wurzelscheitels, mit dem sie dauernd verbunden bleibt, bald zu einer annähernd kreisförmigen konkav-konvexen Scheibe heran. Die erste Teilung ist eine Halbierungswand, welche senkrecht auf der Grundfläche der Zelle, also parallel zur Wurzelachse, steht. Wenn wir uns die Wurzel normal gerichtet, d. h. gegen den Erdmittelpunkt wachsend, denken, so stand also die Achse der Kernfigur bei der Abtrennung der Kappenzelle von der Scheitelzelle vertikal, die Kernfigur bei der ersten Halbierungsteilung der Kappe war horizontal gerichtet.

Die Lage der ersten Teilungswand in der Kappe soll nach Nägeli und Leitgeb in keiner gesetzmäßigen Beziehung zu der Lage der drei Seitenflächen der Scheitelzelle stehen, „indem sie weder zu einer der-

[1] Nägeli und Leitgeb, Entstehung und Wachstum der Wurzeln. (Nägeli und Cramer, Pflanzenphysiologische Untersuchungen. Heft IV. 1868.)

selben parallel ist, noch auf ihr senkrecht steht.“ Vielleich besteht aber gerade die Gesetzmäßigkeit darin, daß durch die zur Einnahme der Gleichgewichtslage von der primären Kappenzelle ausgeführte Bewegung der Kern, dessen Achse ursprünglich in einer bestimmten räumlichen Beziehung zu der letztvorhergehenden Segmentwand stand, um einen bestimmten Winkel, der weder 30⁰ noch 45⁰ noch ein Multiplum davon beträgt, gedreht worden ist. Anderseits ist auch denkbar, daß die Lage der Kernfigur beeinflußt wird durch die Lage der Teilungswände in der vorhergehenden Kappe und durch die von ihnen bedingte Deformierung der jüngsten Kappe. Darauf deutet die von Nägeli und Leitgeb gemachte Angabe, daß die Halbierungswände der aufeinanderfolgenden Kappen regelmäßig um 45⁰ gegeneinander gedreht sind.

Die beiden halbkreisförmigen Tochterzellen der Kappe teilen sich nun je durch eine Halbierungswand, welche an die erste Teilungswand rechtwinkelig ansetzt. Wir können also in diesem zweiten Teilungsschritt wieder die dekussierte Stellung der Tochterkernspindeln konstatieren. Die nächsten Teilungen, welche in den vier Zellen der Kappe auftreten, sind nun offenbar keine Halbierungsteilungen mehr. Die sich bildenden Zellen sind ungleich groß und auch, wie ihr weiteres Verhalten zeigt, bezüglich der ferneren Teilungsfähigkeit ungleich begabt.

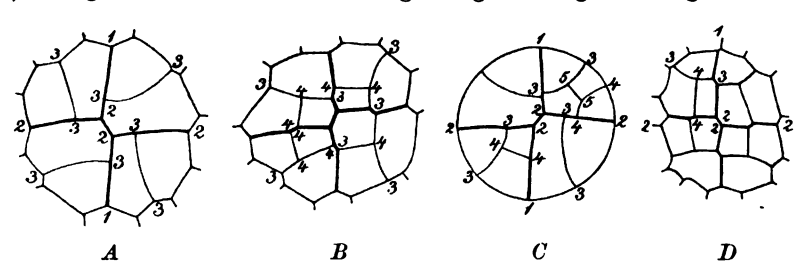


Fig. 12. Flächenansicht junger Kappen der Wurzelhaube von Equisetum hiemale (*A, B, C*) und Marsilia (*D*). 1—1, 2—2 usw. die successive auftretenden Teilungswände. Nach Nägeli und Leitgeb.

Die Abbildungen der Fig. 12, welche nach Nägeli und Leitgeb kopiert sind, zeigen die verschiedenen Fälle, welche bei dieser Ungleichteilung vorkommen können. In Fig. 12 A ist jede der vier Zellen in zwei Teilzellen zerlegt durch eine Wand 3—3, welche an den Umfang ansetzend im Bogen gegen eine der Quadrantenwände verläuft. Die eine der beiden Teilzellen reicht nicht bis in die Mitte der Scheibe, sie ist eine Randzelle geworden. Am Umfang der Scheibe wechseln hier die Randzellen mit ihren bis in die Mitte der Scheibe reichenden Schwesterzellen regelmäßig ab. In den Abbildungen B, C und D der Fig. 12 ist die

Lagerung der Schwesterzellen in den einzelnen Quadranten verschieden. Die von der Wand 3—3 abgetrennten Randzellen der beiden rechten Quadranten in B, der beiden oberen in C und der beiden oberen und unteren in D liegen benachbart. Die scheinbar zufällige Anordnung der vier ersten Randzellen wird jedenfalls von der relativen Größe der beiden Teilzellen und von der Umrißform der nicht ganz regelmäßig kreisförmigen Scheibe abhängig sein, vielleicht steht dieselbe auch schon unter dem Einfluß der Dehnung, welche die Zellscheibe der Kappe durch das Wachstum des Wurzelscheitels erfährt, mit dem sie fest verbunden bleibt.

Die größere Teilzelle jedes Quadranten erfährt dann gewöhnlich noch eine weitere Ungleichteilung durch eine Wand 4—4, welche von der Wand 3—3 direkt zur Quadrantenwand hinüberzieht und also die Zelle in eine weitere Randzelle und in eine Zentralzelle zerlegt. Ausnahmsweise ist wie im rechten oberen Quadranten der Fig. 12C, auch die zweite abgeschnittene Randzelle durch eine bogenförmige Wand 4—4 begrenzt, welche von der Außenwand des Quadranten zu der einen Quadrantenwand hinüberzieht. Es wird dann erst durch einen weiteren Teilungsschritt 5—5 die Restzelle des Quadranten in eine Zentralzelle und eine weitere Randzelle aufgeteilt. In jedem Fall entstehen schließlich vier die Mitte der Scheibe einnehmende Zentralzellen und ein peripherischer Kranz von Randzellen, welche sich nun in nicht ganz übereinstimmender, scheinbar willkürlicher Weise weiterteilen. Die Kerne der Randzellen sind durch die Ungleichteilung isoklin geworden. Die Lage ihrer Achse ist mitbedingt durch die Spannungen, welche naturgemäß durch das Randwachstum der Scheibe auftreten müssen. Wir sehen deshalb, wie im Rindengewebe der Phanerogamenwurzel Längs- und Querteilungen in den Randzellen nach dem durch die Gewebespannung geregelten Bedarf abwechseln. Selbstverständlich kann auch hier erst die genaue Kenntnis aller Einzelheiten bei dem Kernteilungsprozeß den vollen Einblick in die Rolle bringen, welche der Polarität der Kerne bei den einzelnen Zellteilungsschritten zukommt.

Die Teilungen in den Segmenten, welche die dreiseitige Scheitelzelle der Farnwurzel gegen den Wurzelkörper hin abgibt, sind bei den verschiedenen Arten verschieden, doch im allgemeinen von einer großen, fast schematischen Regelmäßigkeit. Zuerst tritt gewöhnlich in der tafelförmigen, im Umriß dreieckigen Segmentzelle eine Halbierungsteilung ein durch eine antikline Wand, welche auf den dreieckigen Hauptwänden des Segmentes senkrecht steht. Dann werden in jeder der Teilzellen durch Ungleichteilung, durch eine perikline Wand eine kleinere Zentral-

zelle und eine größere Randzelle gebildet. In den Randzellen erfolgt nun — entweder direkt oder nach einer voraufgegangenen Halbierungsteilung, mit antikliner auf den Hauptwänden des Segmentes senkrecht stehender Teilungswand — eine weitere Ungleichteilung durch eine perikline Wand, durch welche die Randzelle in eine innere und eine äußere Teilzelle zerlegt wird. Wir haben damit in jedem Segment drei Gruppen von Zellen, die Zentralzelle, die inneren und die äußeren Randzellen, welche, durch verschiedene Ungleichteilungen des ursprünglichen Segmentkernes und seiner Abkömmlinge entstanden, verschiedene Begabung besitzen und im Zusammenhang mit den gleichnamigen Zellen der Nachbarsegmente die Urzellen der verschiedenen Gewebesysteme des Wurzelkörpers bilden. In den Zellen aller drei Gruppen finden nunmehr nur noch isokline Teilungen statt, die durch den Einfluß der Gewebespannung auf die Orientierung der Kernachse reguliert werden.

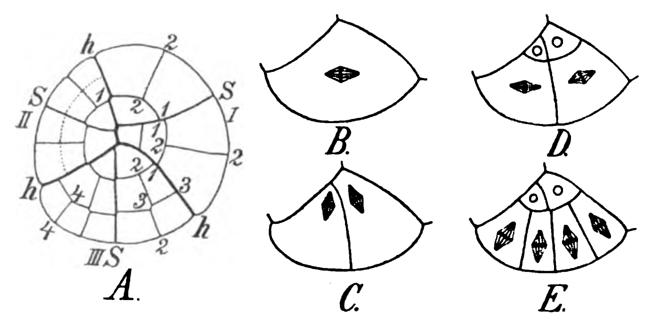


Fig. 13. *A* Querschnitt durch die Wurzelspitze von Equisetum hiemale dicht unterhalb der Scheitelzelle nach Nägeli und Leitgeb. *I—III* die aufeinanderfolgenden Segmente. *h* die Seitenwände der Segmente. *S* die erste Halbierungswand. *1—1*, *2—2* usw. die successiven Teilungswände in den Segmenthälften. *B*, *C*, *D*, *E* schematische Darstellung der Kernlage bei den aufeinanderfolgenden Teilungsschritten des Segmentes *II* der Fig. *A*. Die Tochterkerne stehen gekreuzt zum Mutterkern.

Vergegenwärtigen wir uns, welche Stellung die Kernfiguren in den aufeinanderfolgenden Teilungsschritten gehabt haben müssen, so ergibt sich, daß der Segmentkern zunächst dekussierte Teilungen ausführt, bis die Nachkommen schrittweise durch Ungleichteilungen differenziert zu isokliner Teilung übergehen. Die Zeichnung A der Fig. 13 ist eine Kopie nach Nägeli und Leitgeb[1], welche aus der Wurzel von Equisetum hiemale drei Segmente von der Fläche zeigt. In Segment I sind schon die Halbierungsteilung, die erste Ungleichteilung und die Halbierungsteilung der Randzelle vollzogen. In Segment II

[1] A. a. O.

und III ist auch bereits die zweite Ungleichteilung in den Randzellen erfolgt. Die Schemata B bis E zeigen, welche Lage die Kernfigur bei den successiven Teilungen im Segment II gehabt haben muß. Die Kernachsen der Tochterkerne sind jedesmal mit der Mutterkernachse gekreuzt. In den Fällen, wo die Halbierungsteilungen vor den Ungleichteilungen fehlen, wird freilich kein so übersichtliches Schema sich ergeben können, da ja bei den Ungleichteilungen die Verschiebung, welche die Kernfigur beim Einnehmen der Gleichgewichtslage erfährt, um so merklicher sein muß, je bedeutender der Unterschied in der Größe der beiden Tochterzellen ist.

Die dreiseitige Scheitelzelle der Moose verhält sich im allgemeinen wie diejenige der Farne, die Zellteilungen in denselben erfolgen in gleicher Regelmäßigkeit und meistens nehmen wohl auch hier die Teilungswände die Gleichgewichtslage parallel zur ältesten Seitenwand der Scheitelzelle ein. Die Frage, ob diese Parallelität der Segmentwände für alle Arten die ausnahmslose Regel bildet, ist bis in die neueste Zeit viel umstritten worden. Gewöhnlich geht man von der Annahme aus, daß bei einzelnen Laubmoosen die jüngste Segmentwand nicht parallel zur drittvorhergehenden steht, sondern um etwas nach der anodischen Seite vorgreift. Seit Lorentz und Hofmeister führt man die von der dreizeiligen Anordnung abweichende Blattstellung vieler Moose auf eine derart bereits im Segment der Scheitelzelle erworbene Verschiedenheit der anodischen und kathodischen Blatthälfte zurück. Correns[1] zeigte, daß die geringe Verschiebung der Segmente gegeneinander, welche durch das Vorgreifen in anodischer Richtung bedingt ist, noch nicht der am ausgewachsenen Moosstämmchen vorhandenen Divergenz der Blattstellung entspricht, daß sich der Winkel, den die beiden Hauptwände jedes Segmentes miteinander bilden, im konkreten Falle bei fortschreitendem Wachstum erweitert und daß dadurch Verschiebungen entstehen, welche zu der definitiven Blattstellung überführen. Er knüpfte daran die Vermutung, daß vielleicht das Vorgreifen der Segmentwand in anodischer Richtung bereits eine sekundäre Erscheinung sei, daß also jede neue Teilungswand parallel zu der drittvorhergehenden steht, aber schon sehr früh durch Vorauseilen der anodischen Seite im Wachstum aus dieser Lage verschoben wird.

Vergleicht man die Bilder von Moosscheiteln, welche die einschlägige Literatur in großer Zahl enthält, so findet man besonders unter den

---

[1] Correns, Über Scheitelwachstum, Blattstellung und Astanlage des Laubmoosstämmchens. Festschrift für Schwendener. 1899. p. 385.

Abbildungen, deren Ausführung auf eine getreue Wiedergabe der natürlichen Verhältnisse schließen läßt, allerdings nur wenige Fälle, in denen die Annahme einer bereits erfolgten Verschiebung der Segmentwand aus der ursprünglichen parallelen Lage direkt unwahrscheinlich erscheint. Immerhin scheinen die Tatsachen aber auch für die entgegengesetzte Annahme keine Schwierigkeit zu bieten, daß die Verschiedenheit in der Entwicklungsfähigkeit der anodischen und kathodischen Segmenthälfte, welche sich später so auffällig bemerkbar macht, bereits in der Form des jungen Segmentes zum Ausdruck kommt. Die mehr skizzenhafte Behandlung, die Seckt[1] durch die Präparation einiger zum Teil offenbar abnormer Moosscheitel der schwerwiegenden Frage hat angedeihen lassen, kann meines Erachtens zur Lösung derselben nicht beitragen. Es wird nötig sein, das Verhalten des Zellkerns bei dem Teilungsvorgang zu verfolgen, um eine endgültige Entscheidung fällen zu können. Gehen wir von der Annahme eines polarisierten Scheitelzellkernes aus, so würden zwei Fälle möglich sein. Entweder müßte die jüngste Wand in der Parallelstellung zur drittvorhergehenden ihre Gleichgewichtslage einnehmen, oder sie müßte eine Stellung einnehmen, welche der ursprünglichen Lage der Äquatorialebene des Kerns entspricht oder von dieser Lage gegen die Gleichgewichtslage verschoben ist. Es könnte dabei ganz wohl der Fall sein, daß die neue Wand in der Scheitelansicht der drittvorhergehenden parallel erscheint, während sie in tieferen Schnitten durch die Scheitelzelle durch Torsion aus der parallelen Lage verschoben erscheint oder auch vor Erreichung des Innenwinkels der Scheitelzelle unter sehr spitzem Winkel sich an die ältere Hauptwand des Segmentes ansetzt. Auf eine solche Abweichung von der parallelen Lage scheinen z. B. in der von Hofmeister[2] gegebenen Querschnittzeichnung des Scheitels von Polytrichum formosum die Wände 1 und 2 hinzudeuten, namentlich im Zusammenhalt mit der Photographie[3] der Scheitelansicht derselben Pflanze, welche die Parallelität der Außenkanten des jüngsten Segmentes mindestens ebenso deutlich erkennen läßt als die von Seckt gegebenen Zeichnungen.

Die Stellung der jungen Segmentwand außerhalb der Gleichgewichtslage würde sich wie oben bei den Rhizoiden daraus erklären lassen, daß hier die Verschiebung der Tochterzellen, welche in andern Zellen die Aufsuchung der Gleichgewichtslage ermöglicht, durch irgendein Hemmnis gänzlich hintangehalten oder so sehr verzögert wird, daß die neue

[1] Berliner Dissertation 1901.
[2] Botan. Zeitung 1870, Spalte 461.
[3] Ebenda, Taf. XII Fig. 9.

Teilungswand mit der Mutterzellwand verwachsen kann, bevor noch die Gleichgewichtslage erreicht worden ist.

Die Stellung der Teilungswand außerhalb der Gleichgewichtslage ist ja auch, abgesehen von den Rhizoiden, bei den Laubmoosen keine unerhörte Erscheinung. Bei der nach Leitgebs[1] eingehender Untersuchung so oft als Paradigma gebrauchten Fontinalis antipyretica tritt in jedem Segment eine Perikline auf, die Blattwand Leitgebs, welche das Segment in einen äußeren Blatteil und einen inneren Stengelteil zerlegt. Diese perikline Blattwand, die offenbar eine Ungleichteilung abschließt, schneidet die beiden Hauptwände des Segmentes unter sehr spitzem Winkel, während die Gleichgewichtslage nach der Konfiguration der Zellwände hier rechtwinkelige Schneidung fordern würde. Nach den Untersuchungen von Lorch[2] treten in dem jungen Blatt von Leucobryum Periklinen auf, welche in den Zellen rechts und links von der Mediane des Blattes unter schiefem Winkel an die Antiklinen ansetzen. Ich will auf diese Vorkommnisse nur hinweisen, um zu zeigen, wo allenfalls noch aus dem direkten Studium des Verhaltens der Zellkerne bei der Zellteilung Aufschlüsse über die von mir postulierte Polarität des Zellkerns als Prinzip der Formgestaltung bei der Gewebebildung der Pflanzen zu gewinnen sind. Jedenfalls ist es nicht angängig, ohne sorgfältige Prüfung des einzelnen Falles in allen solchen Beispielen eine nachträgliche Verschiebung für die abweichende Lage der Teilungswand verantwortlich zu machen.

Die allgemeinen Resultate, welche sich aus der in den letzten Abschnitten (IV—VI) durchgeführten Diskussion von speziellen Fällen ergeben, lassen sich in drei Sätze zusammenfassen, die sich den auf Seite 51 f. zusammengestellten vier Hauptsätzen über das Zustandekommen der Querwandstellung anschließen:

5. Die Verschiebbarkeit der Tochterzellkörper zur Aufsuchung der Gleichgewichtslage ist abhängig von der Konsistenz des Protoplasmas und von der Größe seiner Adhäsion zur Zellwand. Im extremen Falle kann durch diese Verhältnisse die Verschiebung der Äquatorialplatte in die Gleichgewichtslage gänzlich verhindert oder derart verzögert werden, daß die Teilungswand noch vor Erreichung der Gleichgewichtslage an die Wand der Mutterzelle ansetzt und dadurch in eine schiefe Stellung kommt, welche

[1] Leitgeb, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. I. Sitzungsbericht d. K. K. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. LVII. 1868.

[2] Flora. 1894. Bd. 78. p. 424.

entweder der Äquatorialebene der Kernfigur entspricht oder eine Übergangsfläche zwischen dieser und der nächstgelegenen Gleichgewichtslage darstellt.

6. Bei der Zweiteilung der Zellen in vegetabilischen Geweben sind mehrere wesentlich voneinander verschiedene Fälle zu unterscheiden:

a) Die beiden durch Teilung aus der Mutterzelle hervorgehenden Tochterzellen sind unter sich und mit der Mutterzelle gleich in Bezug auf die innere Organisation, die in dem ferneren physiologischen und biologischen Verhalten der Zellen zum Ausdruck kommt. Gewöhnlich sind die Tochterzellen in diesem Fall auch an Größe einander annähernd gleich und die Tochterkerne ererben gleichmäßig die Fähigkeit, sich mit der dem Mutterkern eigenen Teilungsweise weiterzuteilen. War der Mutterkern isoklin geteilt, so teilen sich auch die Tochterkerne isoklin weiter, war die Lage der Kernachsen bei der vorhergehenden Karyokinese dekussiert, so ist sie es auch bei den folgenden.

b) Die beiden Tochterzellen sind unter sich verschieden, die eine ererbt die physiologische Natur der Mutterzelle unverändert und ihr Kern teilt sich in dem gleichen Modus wie der Mutterkern weiter, isoklin oder dekussiert. Die zweite Tochterzelle aber wird mit anderen Eigenschaften ausgestattet, indem sie einen Teil der Entwicklungsmöglichkeiten der Mutterzelle verliert oder indem sie neue Fähigkeiten aufweist, die der Mutterzelle nicht eigentümlich waren. In diesem Falle macht sich die Verschiedenheit der Tochterzellen nicht selten in sichtbaren Eigenschaften, wie Größenunterschied, Verschiedenheit der Konsistenz des Protoplasmas und der Beschaffenheit seiner Einschlüsse, bemerkbar. Zu den erst im weiteren Entwicklungsgange hervortretenden Verschiedenheiten, welche bei einer solchen Ungleichteilung der von der Mutterzelle verschieden organisierten Tochterzelle zukommen können, gehört auch die Änderung des Teilungsmodus des Kerns. War der Teilungsmodus des Kerns in der Mutterzelle dekussiert, so kann die abweichend organisierte Tochterzelle bei der nächsten Teilung des Kerns isokline Kernachsen produzieren und umgekehrt.

c) Endlich kann der Fall eintreten, daß die Tochterzellen unter sich gleich, aber ihrer Natur nach von der Mutterzelle verschieden sind. Die Tochterzellkerne weisen dann unter sich den gleichen Teilungsmodus auf, der aber von dem Teilungsmodus des Mutterkerns verschieden sein kann.

7. Die Wandlung des Kernteilungsmodus, welcher die Ungleichteilungen begleiten kann, wird in bestimmten Fällen auch im normalen Entwicklungsgange der Zellgenerationen durch innere Bedingungen herbeigeführt, deren Wirksamkeit aus der Lebenstätigkeit des Protoplasmas erfolgt, für welche eine mechanische Erklärung vorerst nicht gefunden werden kann.

Figurenerklärung.

Tafel I.

Fig. 1—14. Verschiedene Entwicklungsstadien der Sporenmutterzellen von Ophioglossum pedunculosum. (Vergl. S. 22.)

„ 15—17. Verschiedene Teilungsstadien der Fadenzellen im Antheridium von Chara. (Vergl. S. 25.)

„ 18—24. Schnittserie durch 8 in Teilung begriffene Zellen des sporogenen Gewebes von Botrychium Lunaria. (Vergl. S. 30.)

Tafel II.

Fig. 25. Teil aus dem Querschnitt des sporogenen Gewebes von Botrychium Lunaria.

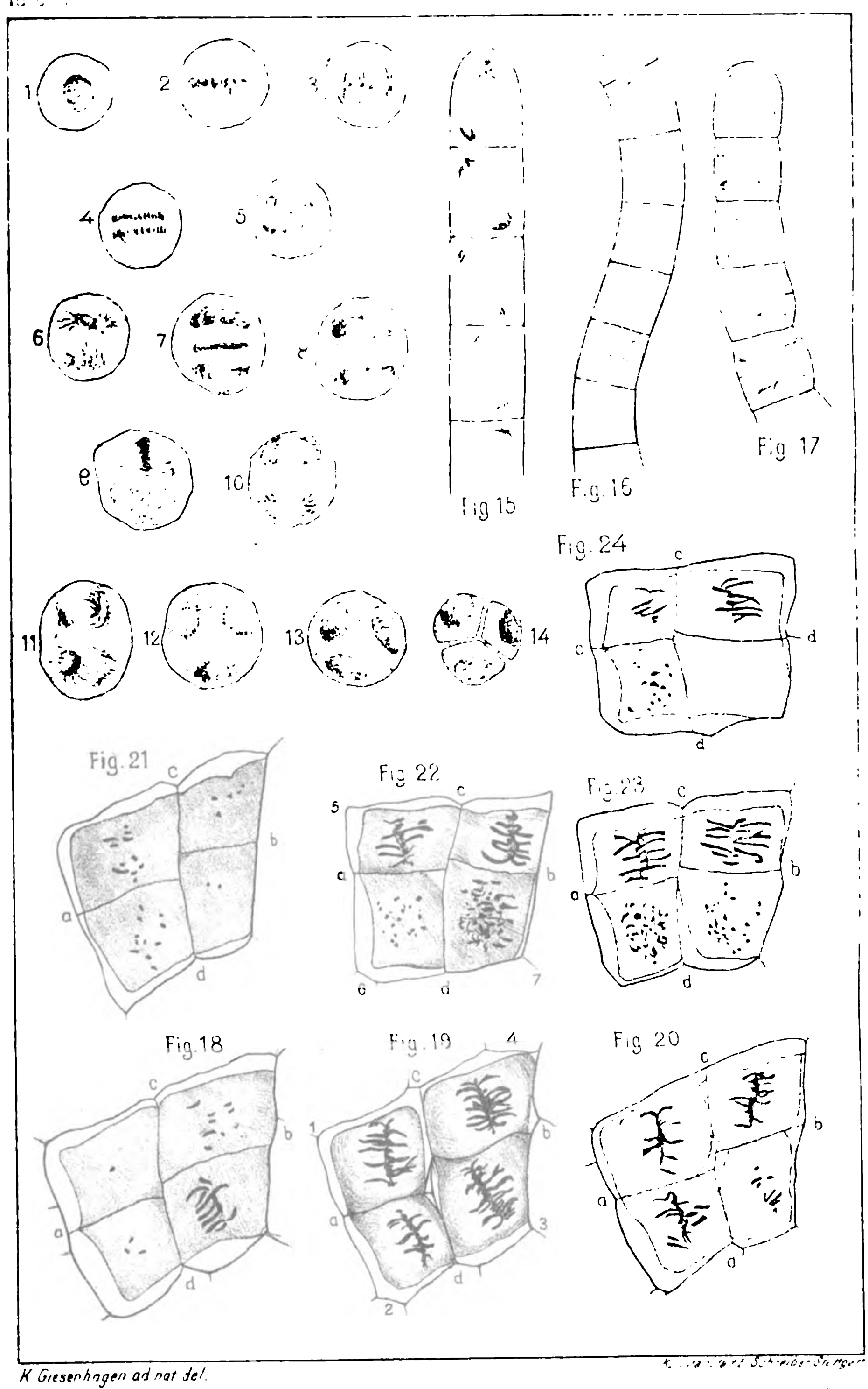
„ 26. Sporogene Zellen von Botrychium Lunaria in Teilung nach dem Auftreten der Zellplatte.

„ 27. Zellen aus dem Rindengewebe der Wurzel von Fritillaria imperialis. 600 : 1. (Vergl. S. 57 f.)

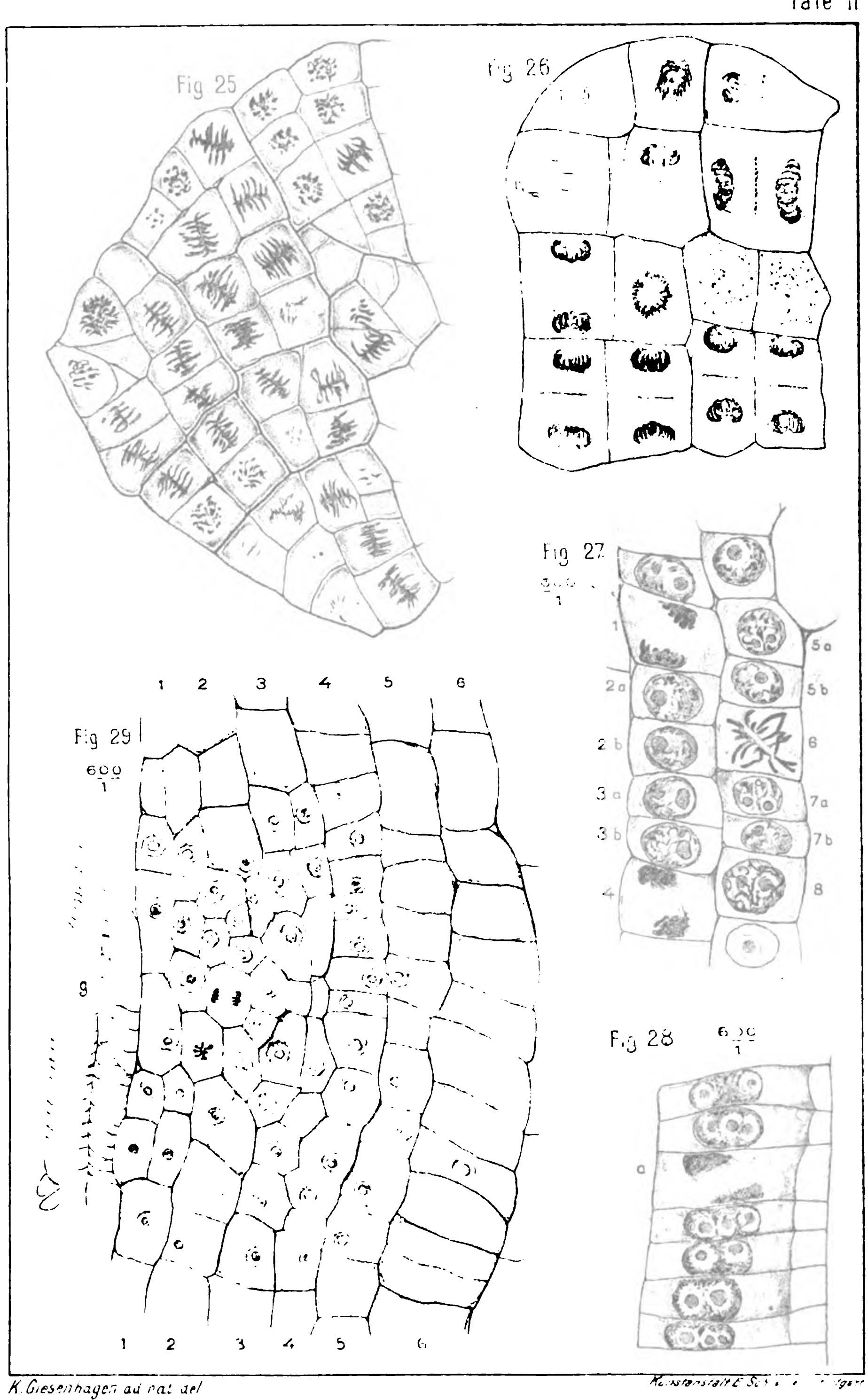
„ 28. Zellen aus dem Dermatogen von Fritillaria imperialis. 600 : 1. (Vergl. S. 58.)

„ 29. Anlage einer Seitenwurzel auf dem Längsschnitt der Wurzel von Benincasa cerifera. 600 : 1. (Vergl. S. 66.)

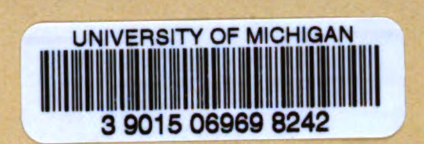
Taf. I



K Giesenhagen ad nat del.



K. Giesenhagen ad nat. del.


UNIVERSITY OF MICHIGAN
3 9015 06969 8242


Digitized by Google

